

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

8

АВГУСТ



„НАУКА”
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. В. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин,
В. С. Ипатов, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуциршвили, Л. И. Орёл,
К. М. Сытник, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajin (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
I. Yu. Sumerina (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Colovkin, V. S. Ipatov,
N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzhishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik,
G. P. Yakovlev

Зав. редакцией *И. В. Румянцева*. Технический редактор *А. Ф. Сергеев*
Корректоры *О. М. Бобылева, А. В. Келле-Пелле и Л. Б. Наместникова*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»

199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Телефон (812) 213-35-59

Сдано в набор 12.05.92. Подписано к печати 08.12.92. Формат бумаги 70×100¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.35. Усл. кр.-отт. 12.75. Тираж 1506. Зак. 2024. С 292

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 56 : 581.5(4/5) : 551.794

© 1992

Ю. П. Кожевников, В. В. Украинцева

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЕВРАЗИИ В ДРЕВНЕМ ГОЛОЦЕНЕ

Yu. P. KOZHEVNIKOV, V. V. UKRAINTSEVA. SOME FEATURES OF VEGETATION COVER OF EURASIA
IN THE EARLIEST HOLOCENE

В период древнего голоцена (Neustadt, 1982) — 10—12 тыс. лет назад (далее — л.н.) — в тех районах северной Евразии, где не было мощных покровов льда, произошло интенсивное потепление климата. Оно обусловило значительное продвижение к северу и на крайний северо-восток деревьев и кустарниковой ольхи. Последний вид мигрировал также на Аляску по узкому берингийскому перешейку в период затопления Берингии. Отсутствуют данные о наличии на севере Евразии в период древнего голоцена растительности типа степной или тундростепной. На северо-востоке и Европы, и Азии первой древесной породой, заселявшей освободившиеся ото льда территории, была ель (разные виды).

Большинство исследователей считают, что период голоцена начался 10 тыс. л. н. В то время на континентах растаяла приблизительно половина объема ледового покрова (Olausson, 1982). В отдельных северных горных регионах Евразии льды сохранились в состоянии прогрессивной деградации. В районах стаявшего льда под влиянием потеплевшего климата формировалась биота. Потепление фиксируется в северной Атлантике (Oeschger et al., 1983) и северо-западной Европе (Godwin, 1956; Fries, 1965; Lowe, Gray, 1980; Høeg, 1982), на Чукотке (Новейшие..., 1980) и Аляске (Collinvaux, 1967). Полагают, что потепление было глобальным (Hopkins, 1972; Украинцева, 1990). Даже на о-ве Октябрьской Революции мохово-разнотравный торф с обломками веток из обнажения близ ледника Вавилова датирован возрастом в 9950±100 лет (Арсланов и др., 1980). В конце последнего оледенения это было уже не первое потепление. Интенсивное потепление (аллерёд) имело место 11—11.8 тыс. л.н., как это установлено на севере Европы (Lowe, Gray, 1980; Zarrina et al., 1981). На Аляске оно началось 14 тыс. л.н. (Ager, 1975, 1982; Cwynar, 1982) и не прерывалось значительными похолоданиями. На западе Евразии ситуация была иная. В Англии межстадиальные условия отмечены в интервале 14—11 тыс.л.н.; затем (11—10 тыс.л.н.) наступило похолодание, сопровождавшееся подвижкой льдов, а позднее вновь произошли потепление и очередная миграция деревьев в северо-западную Европу (Coore et al., 1979). В северной Норвегии наиболее активное таяние ледника происходило 10.1—9.7 тыс.л.н., когда скорость отступления его края достигала нескольких сотен метров в год (Fries, 1965). На Шпицбергене ледовый щит разрушался около 11 тыс.л.н., но 10.4 тыс.л.н. происходила подвижка льдов (Пуннинг, Троицкий, 1980). На севере Азии интервал 12—10.8 тыс.л.н. называют позднеледниковьем (Никольская и др., 1980; Цейтлин, 1980, 1982). В северной Якутии образование аласов началось во время потепления 12—11 тыс.л.н. (аллерёд), но 9.6 тыс.л.н. в толщах отложений формировались ледяные жилы, вытаявшие 8.7—6.3 тыс.л.н. (Kaplina, Lozhkin, 1980). Около 10.5 тыс.л.н. льды еще не дотаяли на Британских о-вах (Pennington, 1980). В это же время

плато Путорана находилось еще под куполом льда, но к западу и северу от него существовал подпрудный бассейн, заключенный между плато и ледовым щитом на севере (Гроссвальд, 1983). Полагают, что это время совпадает с аяклинской фазой похолодания севера Сибири, соответствующей позднему дриасу в Европе (Зубаков, 1972). Деградация ледовых куполов началась 9 тыс.л.н. и сопровождалась неоднократными колебаниями границ фронта ледниковых щитов (Grosswald, 1980). Вместе с тем в устье р. Большая Лесная Рассоха, неподалеку от самого северного на Земле островного массива леса на Таймыре ($72^{\circ}35'$ с.ш.), найдены захороненные в прижизненном состоянии пни лиственницы. Датировка одного из них по радиоуглероду показала, что в то время (10.5 ± 0.5 тыс.л.н.) здесь уже имела древесная растительность (Украинцева, 1986). В кишечном тракте юрибейского мамонта (п-ов Гыдан), датированного этим же временем, обнаружены семена лиственницы и смородины (Станищева, 1982; Горлова, 1982) и пыльца лиственницы (Украинцева, 1982).

В заключительную фазу отступления сартанского ледника на юге плато Путорана на расстоянии 120—150 км от края тающих льдов существовала лесная растительность с березой, лиственницей, сосной, елью (около 30 % пыльцы), обилием ольхи (Сахарова и др., 1983). В бассейне р. Котуй уже в раннем пребореале росли лиственница и береза (Бардеева, 1986). Таким образом, на территории современной северной тайги древесная растительность, очевидно, находилась менее чем в 120 км от остатков ледников. В современных условиях, например, на Тянь-Шане древесная растительность отстоит от края ледников всего на несколько километров.

Переходный период от последнего оледенения к голоцену (12—10 тыс.л.н.) включал в себя очень контрастные фазы (ранний и поздний дриас, аллерёд), хотя и непродолжительные (по нескольким столетиям), но радикально изменявшие облик растительного покрова. В связи с этим было предложено вести временной отсчет голоцена с 12 тыс.л.н. и интервал 12—10 тыс. л.н. считать периодом древнего голоцена (Neustadt, 1982).

Интервал 11—10 тыс.л.н., именуемый на севере Европы поздним дриасом, характеризуется резким похолоданием, в результате которого в Скандинавии возникла подвижка льдов, образовавшая линию морен Ра—Сальпаусселька (Lundquist, 1980). Наступление ледников происходило на севере Норвегии (Vorren et al., 1981) и на Шпицбергене (Klysz, Lindner, 1981). В Западной Европе позднедриасовое похолодание указывается для интервала 10.8—10.2 тыс.л.н. (Rognon, 1983). В Ирландии леса сменялись тундроподобной растительностью в период 10.9—10.2 тыс.л.н. (Teunissen, Teunissen, 1980).

В Западной Сибири интервал 11—10.3 тыс.л.н. рассматривается как позднеледниковый с наиболее континентальным климатом (Хотинский и др., 1979). Авторы полагают, что около 10.3 тыс.л.н. началось послеледниковое потепление. Судя по приведенным далее более поздним данным, оно началось раньше. На побережье Карского моря торф из обнажения дал датировку 10.59 тыс.л.н. (Векслер, Преде, 1986). В это время еще не были затоплены шельфы северных морей, так что современных островов, в частности Новосибирских, еще не существовало (Сакс, 1948; Ложкин, 1982).

В районе Алеутских о-вов даже позднее (около 10 тыс.л.н.) уровень моря был на 50 м ниже современного (Aigner, 1977), хотя в районе Чукотки в этот период уже прослеживается трансгрессия (Новейшие..., 1980). В регионе современного Балтийского моря в это время существовало большое приледниковое озеро, вокруг которого формировалась терраса, теперь находящаяся на глубине 73—90 м (Kolp, 1982). Примечательно, что шельфы тогда были осушены даже в районах, прилегающих к современной Индии (Nair, Hashimi, 1980). С юга на территории современных арктических островов тогда проникали мамонты. Одна из находок костей мамонта на Северной Земле датирована в $11\,500 \pm 60$ лет (Макеев и др., 1979). Современных побережий трансгрессия достигла, по-видимо-

му, позднее. На о-ве Октябрьской Революции возраст I морской террасы 5—8 м выс. определен в 8—10 тыс. лет (Костяев и др., 1981). Осушенные шельфы усиливали континентальную обстановку на территориях близ современных северных побережий, не покрывавшихся льдами. В сарганский период в междуречье Енисей—Лена находилась особенно обширная свободная ото льда территория, представлявшая собой проход между областями интенсивного оледенения. Примыкавшие к осушенному шельфу низменные районы от Таймыра до горного правобережья Колымы льдами также не покрывались, поэтому потепление климата проявлялось в этих районах быстрее.

Недавно было установлено, что уже 10.54 ± 0.17 тыс.л.н. на о-ве Большой Ляховский существовала южная (кустарниковая) тундра с обилием *Alnus fruticosa* и *Betula nana* subsp. *exilis* (Украинцева и др., 1989). С этого времени здесь началось формирование торфяника, которое прекратилось 10.08 ± 0.21 л.н.; при этом торфяник достиг мощности 1 м, т.е. он нарастал со скоростью более 2 мм в год. Торфяник вложен в аласовые отложения, образование которых возможно лишь в условиях относительно теплого климата, необходимого для значительного протаивания вечной мерзлоты.¹ В нижней части торфяника встречены единичные пыльцевые зерна лиственницы и кедрового стланика. Поскольку пыльца лиственницы далеко не летит, можно предположить, что на севере Средней Сибири еще ранее 10 тыс. л.н. лиственница распространялась значительно севернее, чем теперь, и, возможно, выходила на осушенный шельф. Это согласуется с фактом ее произрастания около 10.5 тыс.л.н. на Таймырской равнине, расположенной между двумя деградирующими куполами льда — Путоранским и Быррангским. Судя по содержанию и соотношениям пыльцы и спор в захороненном торфянике, массив ольхи находился не на болоте с растущим слоем торфа, а на склоне аласа над формирующимся торфяником. Об этом свидетельствуют высокое содержание пыльцы злаков и осок по всему разрезу, что создает впечатление о существовании травяного массива ольхи с кустами ерника. В подобных современных массивах обильны *Calamagrostis langsdorffii* или *Arctagrostis arundinacea* и *Carex podocarpa*. Им требуется хорошее укрытие снегом в зимнее время, однако на этом основании количество осадков определить нельзя, так как снежные толщи обычно образуются в результате ветровых переносов снега и его аккумуляции в подветренных местах. Вместе с тем режим среды в массивах ольхи таков, что весной снег быстро стаивает. Этому способствует либо экспозиция склона, либо наличие ручейков, которые к тому же эродировать поверхность грунта. На обилие снега во время формирования спорово-пыльцевых спектров захороненного торфяника указывает пыльца *Salix polaris* и *Cassiope tetragona*, а на наличие почвенной эрозии — пыльца *Chamerion* sp. и *Polemonium boreale*. Анализ проб из алевритовых слоев в том же районе о-ва Большой Ляховский свидетельствует и о значительной роли текучих вод, создающих неадекватные пыльцевые спектры вследствие переноса пыльцы и спор. В спектрах такого типа сочетаются споры *Selaginella rupestris* (*sibirica*) и *Sphagnum* sp., т.е. растений со взаимоисключающей экологией. Массив ольховника продолжал существовать и после того, как торфяник был перекрыт алевритом (возможно, в результате паводковой деятельности какого-то бывшего водотока). Вероятнее всего, что Э.Толь (1897) нашел на острове раннеголоценовые макроостатки ольхи. Сам он отнес их к «мамонтовой эпохе», которая, по его мнению, была теплой. Находки макроостатков и пыльцы ольхи под 74° с.ш. на о-ве Большой Ляховский свидетельствуют о том, что ольха кустарниковая в раннем голоцене распространялась к северу более чем на 400 км относительно современного ее предела на прилежащем участке суши. Однако в горах Бырранга на п-ове Таймыр (бассейн р.Малахайтари) ольха *Alnus fruticosa* встречена севернее 75°

¹ Развитие современных аласов характерно для южных тундр, а уже в типичных тундрах существуют лишь неактивные, унаследованные от голоценового оптимума аласы.

с.ш. в живом состоянии (Кожевников, 1982). Эта находка в виде одного клона оторвана от области сплошного распространения данного вида на расстояние порядка 500 км. Немного севернее обнаружен полярный предел распространения *Betula nana*. Последний вид в отличие от *Alnus fruticosa* не имеет дизъюнкции ареала на Таймыре, а, наоборот, становится все более обычным при движении к югу от своего северного предела. Одновременно увеличивается роль субарктических вересковых, которые за пределами ареала *Betula nana* встречаются крайне редко. Фоновым вересковым севернее ареала *Betula nana* является арктоальпиец *Cassiope tetragona*; он обычен и в ареале *Betula nana*, где к нему добавляются *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* и др. Таким образом, обилие вересковых (а соответственно и их пыльцы) может иметь место в типично тундровом растительном покрове как без карликовой березки, так и с нею. Обилие же самой карликовой березки может быть существенно различным (от единичных кустиков до сплошных частых массивов). Фоновым растением в подзоне типичных и южных тундр может быть *Betula nana* s.str. и subsp. *exilis*. В южных тундрах на севере Азии значительную роль играет *Alnus fruticosa*. Однако этот вид образует разреженные массивы и в подзоне типичных тундр, как, например, на Чукотке или на Западном Таймыре. Поэтому обилие пыльцы ольховника в составе ископаемых спектров (особенно в сочетании с обилием пыльцы луговых растений) не является, строго говоря, доказательством существования южнотундрового растительного покрова в период формирования спектров соответствующего слоя. Такого типа спектры могут быть вполне типичны и для тундрового покрова с отдельными массивами ольховника, как, например, в районе среднего течения р. Пясины на Западном Таймыре. Тем не менее для арктических районов этого вполне достаточно, чтобы говорить о значительном потеплении, проявившемся на севере Азии ранее пребореального периода. В бухте Оссора (западное побережье Берингова моря) скважиной на глубине 3.1—3.4 м пройден торфяник, перекрытый алевроитами с морской фауной. Возраст торфяника 10.2 тыс. лет (Гольдфарб и др., 1980). В нижней его части авторы получили спектры кустарниково-травянистой тундры и березовой лесотундры. Выше по разрезу торфяника выделены спектры кустарниково-моховых ассоциаций с ольхой.

На северном Юконе (оз. Хангинг) выделена пыльцевая зона ели, образовавшаяся 21.6—18.45 тыс.л.н. (Свупар, 1982). Эти данные свидетельствуют о том, что ель пережила последнее оледенение на Аляске. Уже в начале голоцена еловые леса распространились там на возвышенностях, где ранее была тундра с редкими кустарниками (Ritchie et al., 1982). На о-вах Прибылова пыльца ели обнаружена в слоях, отлагавшихся 10.5—9.5 тыс.л.н. (Hopkins, 1972). В подобных же слоях пыльца ели найдена на п-ове Сьюард и на дне залива Коцебу (Колинво, 1973). Эти данные позволяют сделать вывод о том, что о-ва Прибылова в это время еще не отделились от Аляски и Берингов пролив существовал лишь между Чукоткой и о-вом Св.Лаврентия. Полагают, что трансгрессия, затопившая Берингию, началась около 10 тыс.л.н. (Гольдфарб и др., 1980). В интервале 11.1—10.47 тыс.л.н. на оз. Хангинг наблюдался количественный пик пыльцы тополя; заметно возросло и количество пыльцы ели (не достигнув, однако, 10 %) 10.2 тыс.л.н. (Свупар, 1982). По-видимому, с того времени *Populus balsamifera* сохранился до сих пор на северном макросклоне хр. Брукса, где он образует колки в хорошо защищенных местах (Murray, 1980). Тогда же тополь бальзамический мигрировал через узкий сухопутный перешеек на Чукотку, где он также сохранился вместе с другим американским древесным видом *Viburnum edule* в верховьях бухты Пенкигней (Катенин, 1980). О том, что эта миграция происходила в самом начале голоцена, свидетельствует отсутствие условий для миграции древесных растений ранее вследствие сурового климата и отсутствие сухопутной связи между Аляской и Чукоткой позднее. Нет никаких предпосылок для предположения о дальнем переносе семян названных растений через Берингов пролив.

Современное распространение некоторых растений в районе Берингова пролива свидетельствует о том, что в период затопления Берингии, когда от нее остался только узкий перешеек, включавший в себя о-в Св.Лаврентия, трансконтинентальные миграции продолжались. Хорошими примерами являются краевые местонахождения на о-ве Св.Лаврентия *Conioselinum chinense* и *Gentiana auriculata*. Первый вид достиг острова с востока, второй — с запада. Однако оба вида не успели проникнуть дальше, на соседний материк, где они, безусловно, сохранились бы подобно другим мигрантам. Оба вида имеют приокеанические ареалы, что свидетельствует о существовании узкого перешейка с океаническим климатом, по которому они могли мигрировать. По этому перешейку с Чукотки на Аляску мигрировала и ольха. Такое направление миграции подтверждается обнаружением пыльцы ольхи на о-ве Св.Павла в слоях, отлагавшихся 13—10 тыс.л.н., тогда как на п-ове Сьюорд появление этой пыльцы датировано в 10 тыс. л.н., а в ближайшем районе п-ова Аляска — в 5.6 тыс.л.н. (Hopkins, 1972). П-ов Сьюорд находится приблизительно на таком же расстоянии от п-ова Св.Павла, что и юго-восточный угол Чукотского п-ова.

В дельте р. Юкон потепление, о котором свидетельствует пыльцевая зона березы, началось 14.23 ± 0.35 тыс.л.н. (Ager, 1982), но ольха там еще не росла. На о-ве Св.Михаила (север Аляски) пыльцевая зона ольхи (с глубины 1.35 м и по настоящее время) сменила зону березы 7.63 тыс.л.н. (Ager, 1982). «Ольховый интервал» в слоях оз. Хангинг начался 8.9 тыс.л.н. и длится до сих пор (Свупаг, 1982). D.Hopkins (1972) считает, что палеодюны на о-ве Св.Павла свидетельствуют о ветрах с Аляски, что обуславливало занос пыльцы ольхи с Аляски (тем более что вместе с ней найдена и пыльца ели). Но находка на о-ве Св.Павла более ранней пыльцы, чем на Аляске, явилась подтверждением версии о миграции ольхи с Чукотки. То, что во «Флорах» Чукотки и Аляски указываются разные виды ольхи, является лишь примером «политических» видов. На самом деле в этих регионах существует один вид ольхи.

В период оледенения Чукотки ольха там не произрастала, но ее наличие в это время в рефугиуме в средней части бассейна р.Анадырь не вызывает сомнений (Муратова, 1973). В том же рефугиуме сохранялась и ель (Кожевников, 1977, 1984, 1989). Для раннеголоценовых слоев Чукотки пыльца обоих видов указывается во многих работах, но без датировок. Надо полагать, что значительное потепление на Чукотке началось, так же как и на Аляске, приблизительно 14 тыс.л.н. Ольха и ель вышли из анадырского рефугиума и расселились на Чукотке, достигнув ее восточной оконечности. Позднее на Чукотке ель исчезла. Последняя находка ели сделана на р.Майн (бассейн р.Анадырь) в 1929 г. (Сочава, 1933; Васильев, 1956).

Некоторые авторы, в частности И.Ф.Удра (1982), приходили к выводу о весьма медленных миграциях древесных пород. Соответственно он полагал, что данные палеогеографов не согласуются с биоэкологическими свойствами деревьев и что изменение растительного покрова, в частности, Русской равнины происходило плавно. В сущности Удра напрасно думает, что в представлениях палеогеографов изменения среды носили катастрофический характер. Эти изменения были постепенными, растягивающимися на 100- и 1000-летия. Что же касается скорости миграций древесных растений, то она зависит от локальных условий и может быть весьма быстрой, так же как и исчезновение деревьев на больших пространствах. Наглядным примером последнего быстрого продвижения деревьев в тундровую зону является экспансия *Larix* на Западном Таймыре в 40—50-х годах нашего столетия. Деревья продвинулись тогда в тундру на расстояние порядка 50 км. По последним подвижкам границ ареалов в северных районах хорошо видно, что на изменения климата прежде всего реагируют древесные и кустарниковые растения, тогда как низкорослые растения более инертны.

В связи со сказанным следует отметить отсутствие в раннеголоценовых пыльцевых комплексах сочетаний, которые можно было бы интерпретировать

как степные или тундростепные. Стремление ряда авторов дать такую интерпретацию на основании присутствия спор *Selaginella rupestris (sibirica)* в составе спектров является несостоятельным, поскольку названный вид заселяет различные местообитания: плотные речные и озерные галечники, редкотравные щебнистые склоны гор, скалы и т.д. Отсутствие видовых определений пыльцы *Artemisia*, *Poaceae*, *Chenopodiaceae* не позволяет трактовать участие этих таксонов в спектрах в пользу растительности типа тундростепной или степной, поскольку пыльца упомянутых таксонов ранга рода и семейства может принадлежать растениям прямо противоположных экологических групп. Например, *Chenopodium album* — типичный гигрофит, обычный на р. Майн, но находка пыльцы, отнесенной к *Chenopodiaceae*, послужила авторам «Новейших отложений...» (1980) аргументом для заключения о существовании тундростепей. Имеется множество подобного рода аргументов и интерпретаций, что является удивительным феноменом в отстаивании неверной точки зрения на факторы, в природе не существовавшие. Позитивных же, достоверных в ботанико-экологическом отношении данных о плейстоценовых «тундростепях» в Арктике все еще нет, поскольку нет видовых определений, доказывающих их существование.

В перигляциальной зоне Европы обнаружен ряд южных (в современном понимании) видов: *Hippophaë rhamnoides*, *Ceratoides papposa (Eurotia ceratoides)*, *Salsola kali*, *Ephedra distachya* и др. (Godwin, 1956; Fries, 1965; Елина, 1981, и др.). Некоторые из них продвинулись за отступающим краем ледника в Скандинавию и существуют там до сих пор, например облепиха (Benum, 1939). Полагают, что в центральной полосе Западной Европы ландшафтный фон во время последнего оледенения создавали тундростепи (Iversen, 1973). На северо-западе Европы были распространены полярные пустыни (Hammen, 1979). Согласно W. Pennington (1980), J. Iversen признал в описании T. Böcher «степной» растительности из верховьев залива Sondrestromfjord (Гренландия) возможный аналог холодных степей, индицируемых по пыльцевым спектрам раннего и позднего дриаса Европы. Описанные в Гренландии T. Böcher (1954, 1963 и др.) современные «субарктические степи» (как он их называет) не вызывают сомнения в том, что понятие «степь» к растительности такого типа не применимо, так как она (растительность) сильно разрежена, имеет ничтожную фитомассу и в связи с этим не может быть решающим фактором в почвообразовательном процессе. Она действительно состоит из сухолюбивых видов, но с плюризональными ареалами. Такая скудная растительность не могла служить кормовой базой для крупных плейстоценовых растительноядных животных, поскольку ее продуктивность достаточна для прокорма разве что пищух, но никак не мамонтов. Растительность подобного типа на Чукотке была названа «степоидами» (Кожевников, 1982, 1984, 1989). Этот термин вполне повсеместно приемлем для определения разреженной ксерофитной растительности независимо от ее флористического состава. Заметим, что некоторые исследователи именно по флористическим признакам пытаются «увидеть» степи в Арктике, хотя, как было упомянуто, эти признаки касаются плюризональных видов растений, а само понятие «степь» является геоботаническим или ландшафтным, т.е. должно опираться на растительность, а не на флору.

Следуя J. Iversen, мы должны отметить, что в перигляциальной зоне Европы были распространены преимущественно степоиды. Однако на севере Восточной Европы и их не было. Большая часть бассейна р. Уса была свободна ото льдов и представляла собой арктическую пустыню (Палеогеография..., 1982), к югу от которой в названной монографии указана приледниковая растительность, представляющая собой сочетание тундровых и остепненных травяных группировок с лиственничным, березовым и сосновым редколесьем. Интерпретация палеорастительности, основанная на изучении сильно удаленных друг от друга разрезов и на неудачной трактовке спектров, в этой работе не согласуется, на наш взгляд,

с современными отношениями древесных пород на северо-востоке Европы. Отсутствие лиственниц в бассейне р. Уса и наличие только ели необъяснимы климатически, но находят историческое толкование (Кожевников, 1988). В последний ледниковый период лиственница произрастала в более южных районах, чем ель, которая и распространялась на север как лидирующая древесная порода вслед за отступающим ледником (то же происходило в Северной Америке). Даже в период голоценового оптимума лиственница не могла вытеснить ель с занятой ею территории; на севере в это время распространилась именно ель, о чем свидетельствует островной еловый лес «Море-Ю». На Печору и в более западные районы лиственница расселялась с юга (а не с востока) вместе с елью, не успевшей образовать там повсеместные леса. Аналогичный процесс совместного заселения территории происходил на Полярном Урале, где лиственница, однако, преуспела больше ели, распространяясь с востока. Характерно, что миграция *Alnus fruticosa* на европейский северо-восток сходна с миграцией лиственницы, а не ели, т.е. ольха расселялась на север из более южных районов. В настоящее время кустарниковая ольха в бассейне р. Уса едва вышла из зоны тайги в еловую лесотундру, тогда как на севере Евразии она является важным элементом южных тундр и в виде отдельных массивов в типичных тундрах.

Растительность северной Евразии в период древнего голоцена складывалась в зависимости от предыдущих условий, особенно в связи с местами концентрации льдов. Мощным фактором физико-географической среды было образование систем огромных приледниковых водоемов (Архипов и др., 1977; Гросвальд, 1983). Они оказывали влияние на понижение континентальности климата, что препятствовало формированию степного и лесостепного типов растительности, хотя отдельные флористические элементы этих типов растительности могли существовать на перманентной суше.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арсланов Х.А., Макеев В.М., Барановская О.Ф. и др. Геохронология и некоторые вопросы палеогеографии второй половины позднего плейстоцена Северной Земли // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 168—176. — Архипов С.А., Вотах Р.М., Гольберт А.В., Гукина В.И., Довгел Л.А., Юдкевич А.И. Последнее оледенение в Нижнем Приобье. Новосибирск: Наука, 1977. 213 с. — Бардеева М.А. Опорный разрез четвертичных отложений Среднесибирского плоскогорья // Четвертичное оледенение Средней Сибири. М.: Наука, 1986. С. 35—52. — Васильев В.Н. Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 218 с. — Векслер В.С., Преде Э.И. Радиоуглеродные датировки лаборатории анатомических исследований морских грунтов ВМНЦО «Союзморинжгеология» // Бюл. Ком. по изуч. четвертичного периода. 1986. № 55. С. 133—135. — Гольдфарб Ю.И., Ложкин А.В., Терехова В.Е. Голоценовая трансгрессия в западной части Берингова моря // ДАН СССР. 1980. Т. 250. № 2. С. 410—412. — Горлова Р.Н. Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 37—43. — Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с. — Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 155 с. — Зубаков В.А. Палеогеография Западно-Сибирской низменности в плейстоцене и позднем плиоцене. Л.: Наука, 1972. 200 с. — Катенин А.Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421. — Кожевников Ю.П. Критический обзор данных, касающихся флорогенеза Чукотки // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 445—460. — Кожевников Ю.П. История ландшафтов Чукотки и смежных территорий. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1982. Ч. I. № 5910. 190 с.; Ч. II. № 5911. 187 с.; Ч. III. № 5912. 112 с. — Кожевников Ю.П. Историческая фитогеография Чукотки. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1984. Ч. I. № 3307. 240 с.; Ч. II. № 5912. 231 с.; Ч. III. № 5913. 220 с. — Кожевников Ю.П. Зональные изменения растительного покрова на севере европейского Приуралья // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 233—244. — Кожевников Ю.П. География растительности Чукотки. Л.: Наука, 1989. 176 с. — Колинво Р. Растительность Берингийского моста суши и проблема рефугиумов: данные пыльцевого анализа осадков Берингова и

Чукотского морей // Берингийская суша. Хабаровск: Изд-во ДВНЦ, 1973. С. 14—16. — Костяев А.Г., Боярская Т.Д., Глушанкова Н.И. и др. Новые данные о раннеголоценовых морских осадках и ледяных жилах на западе о. Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // ДАН СССР. 1981. Т. 256. № 1. С. 183—187. — Ложкин А.В. Изменения климата и растительности Западной Берингии в позднем плейстоцене и голоцене // Конгресс ИНКВА. Тез. докл. I. М., 1982. С. 156. — Макеев В.М., Арсланов Х.А., Гарутт В.Е. Возраст мамонтов Северной Земли и некоторые вопросы палеогеографии позднего плейстоцена // ДАН СССР. 1979. Т. 245. № 2. С. 421—424. — Муратова М.В. История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. М.: Наука, 1973. 168 с. — Никольская М.В., Кинд Н.В., Сулержский Л.Д., Черкасова М.Н. Геохронология и палеогеографические характеристики голоцена // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 176—183. — Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М.: Наука, 1980. 295 с. — Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. М.: Наука, 1982. 156 с. — Пуннинг М.К., Трунцкий Л.С. Движение земной коры в районе архипелага Шпицберген // Междунар. геол. конгр. Париж, 1980. Тез. докл. М., 1980. С. 76—79. — Сакс В.Н. Четвертичный период в советской Арктике. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1948. 181 с. — Сахарова Е.И., Устюгова Р.И., Бурьянова О.П. Следы сарганского оледенения в бассейнах нижнего течения рек Курейки и Северной // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. Новосибирск: Наука, 1983. С. 45—54. — Сочава В.Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 3. С. 243—249. — Станицева О.Н. Природная обстановка района гибели юрибейского мамонта на основании палеокарпологических данных // Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 30—35. — Толь Э. Ископаемые ледники Ново-Сибирских островов, их отношение к трупам мамонтов и ледниковому периоду // Зап. Импер. русск. геогр. о-ва по общей географии. СПб., 1897. Т. 32. № 1. С. 1—137. — Удра И.Ф. Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1047—1059. — Украинцева В.В. Природная среда и условия гибели мамонта в верхнем течении р. Юрибей (Гыданский полуостров) // Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 19—29. — Украинцева В.В. Лиственничные леса раннего голоцена Арктики // Природа. 1986. № 8. С. 127. — Украинцева В.В. Новые палеоботанические и палинологические свидетельства раннеголоценового потепления климата в высоких широтах Арктики // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 70—73. — Украинцева В.В., Арсланов Х.А., Белорукова Ж.М., Устинов В.Н. Первые данные о раннеголоценовой флоре и растительности острова Большой Ляховский (Новосибирский архипелаг) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 782—793. — Хотинский Н.А., Волкова В.С., Левина Т.П., Лисс О.Л. Хронология, периодизация и палеогеография голоцена Западной Сибири // Особенности естественно-географической среды и исторические процессы в Западной Сибири. Томск: Изд-во СО АН СССР, 1979. С. 10—12. — Цейтлин С.М. Зональная корреляция перигляциальных отложений (некоторые палеогеографические аспекты проблемы генезиса лёссов) // Междунар. геол. конгр. Париж, 1980. Тез. докл. М., 1980. С. 94—97. — Цейтлин С.М. Определение геологического возраста палеолита и корреляция археологических культур // Проблемы геологии и история четвертичного периода (антропогена). М.: Наука, 1982. С. 130—138. — Ager T.A. Vegetation history of Western Alaska during the Wisconsin glacial interval and Holocene // Paleocology of Beringia. Jena: Academ. Press, 1982. P. 75—93. — Ager T.A. Late quaternary environmental history of the Tanana valley, Alaska // Inst. polar stud. rep. 1975. N 54. P. 1—177. — Aigner J.S. Anangula: an 8500 years B.P. coastal occupation in the Aleutian Islands // Quartär. Jahrb. Erforsch. Eiszeitalters und Steinzeit. 1977. Bd 27-28. S. 65—102. — Benum P. *Hippophæ rhamnoides* L. og *Isatis tinctoria* L. i Troms fylke // Norsk. Bot. For. Medd. 1939. Bd 80. S. 118—124. — Böcher T.W. Oceanic and continental vegetational complexes in Southwest Greenland. København: C.A.Reitzels Forlag, 1954. 282 p. — Böcher T.W. The study of ecotypical variation in relation to experimental morphology // Regn. Veg. 1963. Vol. 27. N 2. P. 1—124. — Colinvaux P.A. Quaternary vegetational history of Arctic Alaska // The Bering Land Bridge. Stanford: Univ. Press, 1967. P. 241—249. — Coope G.R., Dickison J.H., McCutcheon J.A., Mitchell G.F. The interglacial and early postglacial deposit at Drumurcher, Co. Manoghan // Proc. Roy. Irish Acad. 1979. Vol. 79. N 5. P. 63—65. — Cwynar L.C. A late-quaternary vegetation history from Hanging Lake, northern Youkon // Ecol. monogr. 1982. Vol. 52. N 1. P. 1—24. — Fries M. The late-quaternary vegetation of Sweden // Acta Phytogeogr. Suec. 1965. N 50. P. 24—46. — Godwin H. The history of the British flora. Cambridge, 1956. 364 p. — Grosswald M.G. Late Weichselian ice sheet of Northern Eurasia // Quatern. Res. 1980. Vol. 13. N 1. P. 1—32. —

Hammen T. van der. Changes in life conditions of earth during the past one million years // Biol. skr. Kgl. dan. vid. selsk. 1979. Vol. 22. N 6. P. 1—32. — Høeg H.I. Vegetational development from about 12 000 to 6000 years B.P. in the counties of Agder and Telemark, South Norway // Norsk. geogr. tidsskr. 1982. Vol. 36. N 4. P. 211—224. — Hopkins D. The paleogeography and climate history of Beringia during late cenozoic time // Inter-Nord. 1972. N 12. P. 1—62. — Iversen J. The development of Denmark's nature since the last glacial. København: C.A.Reitzels Forlag, 1973. 82 p. — Kaplina T.N., Lorzkin A.V. Age of glass deposits of the Maritime Lowland of the Yakutia // Int. Geol. Rev. 1980. Vol. 22. N 4. P. 470—476. — Klys P., Lindner L. Development of glaciers on the southern coast of Hornsund in Spitsbergen during the Würm (Vistulian) glaciation // Acta geol. pol. 1981. Vol. 31. N 1-2. P. 139—146. — Kolp O. Eustatic und Isostasie im südlichen Ostseeraum // Baltica. 1982. H. 7. S. 37—49. — Lowe J.J., Gray J.M. The stratigraphic subdivision of the lateglacial of NW Europe: a discussion // Stud. lateglac. North-West Eur. incl. pap. present. Symp. quatern. res. assoc. London, 1980. P. 157—175. — Lundquist J. The deglaciation of Sweden after 10 000 years B.P. // Boreas. 1980. Vol. 9. N 4. P. 229—238. — Murray D.F. Balsam poplar in Arctic Alaska // Can. J. Antrop. 1980. Vol. 1. N 1. P. 29—32. — Nair R.R., Hashimi N.H. Holocene climatic inferences from the sediments of the western indian continental shelf // Proc. Ind. Acad. Sci. Earth Planof. Sci. 1980. Vol. 89. N 3. P. 299—315. — Neustadt M.I. On problems of terminology and subdivision of the Holocene, especially in USSR // Striae. 1982. Vol. 16. P. 91—94. — Oeschger H., Beer J., Siegenthaler U. et al. Late glacial climate history from ice core // Paleoclimate Res. and Models climate history. Dordrecht et al.: Univ. Press, 1983. P. 95—107. — Olausson E. General comments on the Pleistocene-Holocene boundary // Sver. geol. unders. 1982. H. 794. S. 10—15. — Pennington W. Modern pollen samples from West Greenland and the interpretation of pollen data from the British Late-glacial (Late-Devensian) // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 1. P. 124—142. — Ritchie J.C., Cing-Mars J., Cwynar L.C. L'environnement tardiglaciaire du Yukon septentrional, Canada // Geogr. phys. quatern. 1982. Vol. 36. N 1-2. P. 241—250. — Rognon P. Essai de definition et typologie des crises climatiques // Bull. Inst. geol. bassin Aquitaine. 1983. N 34. P. 151—164. — Teunissen D., Teunissen O.T.G.C.M. van. The history of the vegetation in S.W.Connemara (Ireland) // Acta bot. neer. 1980. Vol. 29. N 4. P. 41—54. — Vorren T.O., Edwardsen M., Hold M., Thomsen E. Deglaciation of the continental shelf of the southern Troms, North Norway // Norg. geol. unders. 1981. N 380. P. 173—187. — Zarrina E.P., Krasnov I.I., Spiridonova E.A. Detailed chronostratigraphic scale of the late pleistocene of the North-West and the Center of the Russian plain // Glac. deposits and glac. hist. east. Fennoscand. Apatity, 1981. P. 90—102.

Ботанический институт
им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 IV 1991

SUMMARY

In northern Eurasia during earliest Holocene (12 000—10 000 years B.P., after Neustadt, 1982) there was a great warming of climate. Especial role of it occurred on territories without ice sheets, where the warming was utilised by vegetation. As a result some species of trees and *Alnus fruticosa* were migrated to north. Alder had reached Bolshoy Lyachowski Island 10 540±170 years B.P. It migrated also from Chukotka to Alaska. In reversed direction migrated *Populus balsamifera* and *Viburnum edule*.

There are no data indication concerning the existence of the steppes or tundra-steppes during the earliest Holocene in northern Eurasia, because of the determination of spores and pollens only to genera and families rank (not to species). Many contemporary species considered as the steppic ones are in reality plurizonal. Xeric grassy vegetation of aerliest Holocene, like of Pleistocene one, can be considered only as a pseudosteppic vegetation because of it scanty view.

Different species of *Picea* were the first trees to colonize the territories freed of ice in the north-eastern parts of Europe and Asia.

УДК 581.3 : 635.651

© 1992

М. П. Солнцева, М. А. Вишнякова, С. Е. Дунаева

ЭМБРИО- И ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗ ПРИ МЕЖВИДОВОЙ
ГИБРИДИЗАЦИИ ЯЧМЕНЯ
(*HORDEUM VULGARE* × *H. BULBOSUM*, POACEAE)

M. P. SOLNTZEVA, M. A. VYSHNYAKOVA, S. E. DUNAYEVA. THE EMBRYO- AND ENDOSPERMOGENESIS
IN INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION OF BARLEY (*HORDEUM VULGARE* × *H. BULBOSUM*, POACEAE)

Изучены процесс оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенез после опыления ярового культурного ячменя линии JL-421 смесью пыльцы разных клонов дикого луковичного ячменя. Контролем к опыту служил искусственно самоопыленный культурный ячмень. Оплодотворение в гибридных комбинациях осуществлялось нормально. Однако в развитии гибридных зерновок отмечены нарушения, характерные для отдаленных скрещиваний: аномалии ядерных и клеточных делений, замедление их темпов как в зародыше, так и в эндосперме. В результате начинающейся на 3—4-е сут постепенной элиминации ядерного материала в клетках гибридного зародыша обнаруживаются ядра разной ploидности: гипер- и гипоплоидные, а также ядра с гаплоидным набором хромосом. Гибридные зародыши, как правило, выживают до 20 сут, а иногда и более. Отмечена чрезвычайная вариабельность формы, размеров и степени дифференцированности гибридных зародышей. В большинстве из них дифференциация или только намечается, или отсутствует. Аномалии в развитии гибридного эндосперма приводят его либо к полной дегенерации, либо к морфологически выраженной неполноценности уже на 10—13-е сут развития. Обсуждается проблема коррелятивного развития зародыша и эндосперма.

Скрещивания культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. с диким луковичным ячменем *H. bulbosum* L. представляют как теоретический, так и практический интерес. При скрещивании диплоидных цитотипов этих видов происходит элиминация генома луковичного ячменя (Lange, 1969; Kao, Kasha, 1970), что позволяет получать гаплоиды при использовании эмбриокультуры.

В теоретическом отношении наиболее важными представляются данные о влиянии на результаты скрещивания соотношения ploидности партнеров (дозы геномов) (Subrahmanyam, Kasha, 1973), установление генетического контроля элиминации хромосом с локализацией факторов элиминации (Ho, Kasha, 1975) и выяснение цитологических механизмов этого процесса (Subrahmanyam, Kasha, 1973; Bennett et al., 1976; и др.).

Известно, что успех получения гаплоидов при скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* зависит от завязываемости зерновок, степени дифференциации зародышей и их качества (т.е. пригодности зародышей для культивирования *in vitro*) (Pickering, 1983). Последние две характеристики связаны между собой и определяются степенью развития зерновки до вычленения из нее зародыша для культивирования на питательной среде. В связи с этим представляют интерес данные об эмбрио- и эндоспермогенезе в указанной комбинации скрещивания и определение критических моментов, которые приводят к глубоким изменениям в развитии зародышей и эндосперма на ранних этапах их формирования *in vivo*. Имеются лишь единичные работы с описанием отдельных этапов в развитии зародыша и эндосперма в комбинации скрещивания *H. vulgare* × *H. bulbosum* (Lange, 1969, 1971; Pickering, 1983). Только в одной из них (Lange, 1969) схематично приведена последовательность роста и изменения формы зародыша

за время от 2 до 13 сут. Практически нет работ, посвященных исследованию сопряженности развития зародыша и эндосперма и функционирования их в системе семязпочки. Между тем значение закономерностей в развитии эмбриональных структур гибридной зерновки важно не только для понимания структурно-функциональных основ ее морфогенеза, но и для определения приемов преодоления гибридной несовместимости при культивировании зародышей в системе *in vitro*.

Цель данной работы — показать особенность эмбрио- и эндоспермогенеза в комбинации скрещивания *H.vulgare* L. × *H.bulbosum* L. .

Материал и методика

Яровой ячмень линии Л-421 был выбран по причине его хорошей скрещиваемости с *H.bulbosum* и образования при этом исключительно гаплоидных зародышей. С. Е. Дунаевой было показано, что завязываемость зерновок у ячменя линии Л-421 при скрещивании с *H.bulbosum* составляла 60 % (при опылении 172 цветков в полевых условиях, 1984 г.) и 36 % (при опылении 1776 цветков в условиях теплицы, 1985 г.). В сумме на питательную среду было эксплантировано 230 зародышей в возрасте 14—20 сут, что составило 27 % от числа завязавшихся зерновок, т.е. только небольшой процент зародышей был пригоден для культивирования. Полученные при этом с помощью эмбриокультуры 17 взрослых растений фенотипически не несли черт гибридности. Число хромосом, подсчитанное в кончиках корней 2 из них, было гаплоидным. Полученные данные давали основание использовать ячмень линии Л-421 в настоящей работе как генотип, который при скрещивании с *H.bulbosum* эффективен в элиминации хромосом, но образует мало зародышей, пригодных для культивирования в условиях *in vitro*.

Для эмбриологического исследования яровой ячмень Л-421 ($2n = 14$) опыляли смесью пыльцы разных клонов *H.bulbosum* ($2n = 14$) в полевых условиях на опытных делянках Пушкинских лабораторий Института растениеводства им. Н.И.Вавилова. Контролем к опыту служили зерновки, полученные от принудительного опыления культурного ячменя смесью пыльцы того же сорта. Темпоральные фиксации колосьев проводили через 2, 4, 12, 24 ч; 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 12 и 20 сут после опыления. ФУС (формалин, уксусная кислота, 70-градусный спирт в соотношении 7 : 7 : 100) служил фиксирующей жидкостью. Постоянные препараты изготавливали по общепринятой цитозембриологической методике. Выборка составляла 3—5 колосьев для каждого срока в контроле и на опыте.

Результаты исследования

Прогамная фаза оплодотворения в цветках *H.vulgare*, опыленных пыльцой *H.bulbosum*, проходила с различной степенью проявления аномалий, которые, однако, нельзя назвать решающими для изучаемой гибридной комбинации. Двойное оплодотворение осуществлялось в большинстве исследованных цветков (Солнцева, Дунаева, 1990).

Процессы оплодотворения и эмбриогенеза у ячменя были неоднократно отражены в литературе (Модилевский и др., 1958; Luxova, 1967; Cass, Jensen, 1970; Хведынич, 1972; Norstog, 1972; Банникова, Хведынич, 1975; Mogensen, 1982; Engell, 1989; и др.). Однако для изучения развития зерновок требуется сопоставление морфологических картин и временных параметров их формирования с контролем, где зерновки развиваются в таких же условиях. По нашим данным, оплодотворение как в контроле, так и на опыте происходит в одном временном

интервале. Через 2 ч после опыления в большинстве исследованных препаратов спермии находятся в контакте с ядром яйцеклетки и одним из полярных ядер, располагающихся недалеко от яйцевого аппарата. Между 2 и 3 ч после опыления происходит объединение спермия с одним из контактирующих полярных ядер. Слияние обоих полярных ядер наблюдается только после деспирализации спермия и его полного слияния с одним из этих ядер.

Слияние спермия с ядром яйцеклетки осуществляется более замедленными темпами, чем при формировании первичного ядра эндосперма, хотя и происходит одинаково — по премитотическому типу. Время деспирализации спермия в ядре яйцеклетки также почти не различается в опытном и контрольном вариантах. Примерно через 14 ч после опыления ядро зиготы вступает в профазу деления, а через 1 сут после опыления во многих семязпочках обнаруживаются 2-клеточные проэмбрио.

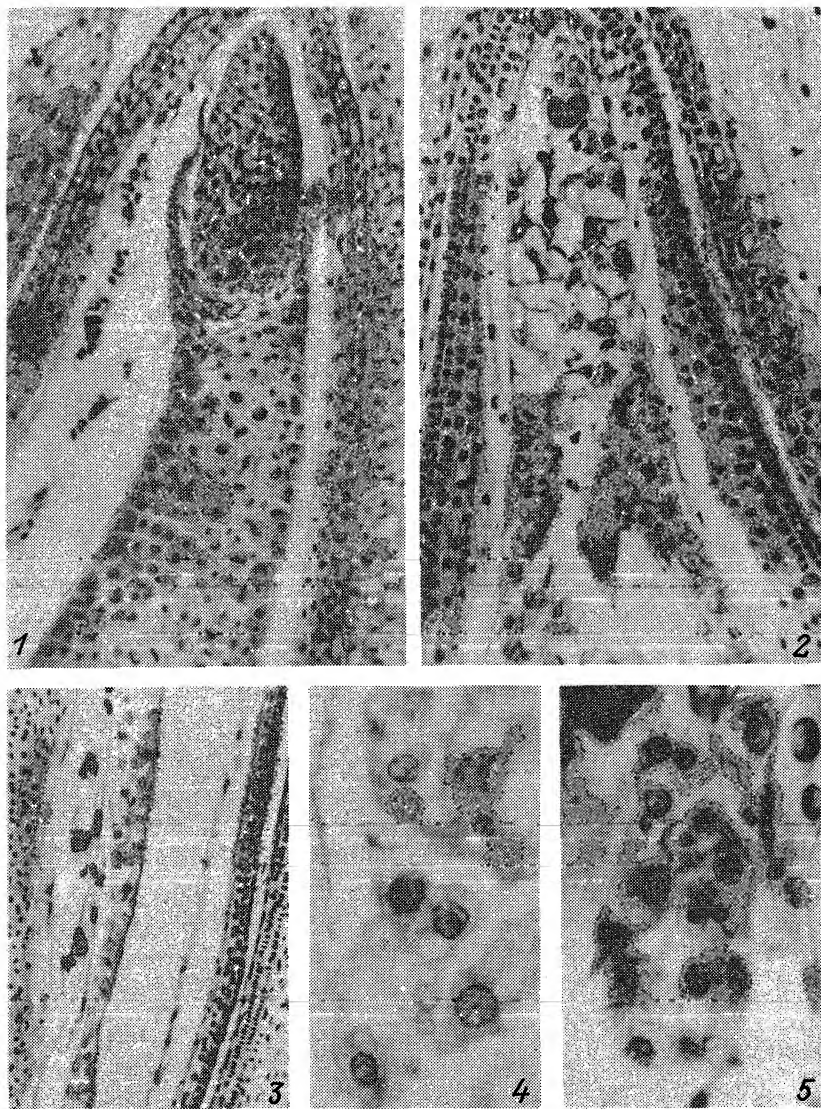
Таким образом, все этапы процесса оплодотворения — прогамная фаза, сингамия и тройное слияние — в гибридном варианте происходят примерно так же, как в контрольном. Однако дальнейшее развитие гибридных зерновок отличается от контрольного.

В норме зародыш ячменя развивается в соответствии с законами эмбриогенеза, характерными для сем. *Poaceae* (Johansen, 1950). Отметим лишь некоторые временные характеристики его развития. Через 1 сут после опыления 2-клеточный проэмбрио около 0.035 мм дл.; через 3 сут в нем насчитывается 24—32 клетки, он увеличивается до 0.05 мм; на 5-е сут в нем имеется до 250 клеток, в то время как длина изменяется незначительно — увеличивается примерно до 0.07 мм (см. рисунок, 1). Дальнейшее увеличение клеточной массы и размеров проэмбрио происходит быстрее и сопряжено с его дифференциацией, которая начинается на 7-е сут после опыления. В это время зародыш около 0.2 мм дл. Первые признаки дифференциации зародыша связаны с потерей им радиальной симметрии и выделением эмбриодермы, которая начинает формироваться в его апикальной части. Этот этап считается переходом проэмбрио в стадию собственно зародыша (Яковлев, 1950).

В условиях нашего опыта органогенез зародыша начинается по истечении не менее 8 сут после опыления. Формирование щитка и заложение точки роста отмечаются на препаратах 9-суточных зерновок ячменя. Зародыш в это время около 0.4 мм дл. К 13-м сут после опыления в зародыше различаются дифференцированный щиток, колеоптиле, 2—3 зародышевых листа (табл. 1, 4). Полной дифференциации зародыш достигает к 20-м сут после опыления, когда его длина составляет 1.6 мм (табл. 1, 7). Именно этим сроком мы ограничили исследование контрольных и гибридных зерновок.

Темпы начальных этапов развития эндосперма в зерновке ячменя опережают темпы формирования зародыша. Как мы отметили, первичное ядро эндосперма образуется примерно на 10 ч раньше, чем зигота. Его деление происходит через 4—8 ч после опыления, т.е. в среднем на 15 ч раньше, чем у зиготы. Через 1 сут после опыления в эндосперме насчитывается 24—36 ядер, его длина 0.15 мм; через 3 сут она увеличивается до 0.5 мм, а число ядер — до 256—512. В этот период осуществляется клеткообразование в эндосперме, которое начинается в микропиллярном районе возле зародыша. На 5-е сут после опыления эндосперм достигает 0.7 мм дл. и полностью заполняет вакуоль центральной клетки зародышевого мешка. Заполнение ее клетками эндосперма происходит с незначительной степенью асимметрии. В плацентарно-халазальном районе, где у злаков, как известно, располагаются антиподы, число клеточных слоев эндосперма может быть на 1—2 больше, чем на противоположной (дорсальной) стороне зерновки.

На 6-е сут после опыления (незадолго до формирования эмбриодермы зародыша) в эндосперме появляются признаки дифференциации. Как отмечалось ранее одним из авторов (Вишнякова, 1990), с этого времени в эндосперме различаются 3 группы клеток: 1) мелкие, плотно упакованные клетки с повы-



Продольные срезы зерновки ячменя в норме (1) и гибридных зерновок (2—5) на 4-5-е сут после опыления.

1 — зародыш, клеточный эндосперм и дегенерировавший нуцеллус (x 520); 2 — гибридные зародыши и эндосперм; в эндосперме видны некротические зоны (x 480); 3 — фрагмент эндосперма на 4-е сут развития гибридной зерновки; видны дегенерирующие антиподы (x 340); 4 — клетки эндосперма 5-суточной гибридной зерновки (x 2000); 5 — 5-суточный гибридный зародыш (фрагмент фото 2) с микродрами (x 2000).

шенной базофилией цитоплазмы в микропиларной зоне; 2) тонкостенные, светло окрашивающиеся изодиаметрические клетки основной массы эндосперма; 3) густоплазменные удлинённые клетки периферических слоев.

Вблизи зародыша начинается лизис эндоспермальной ткани. Между зародышем и эндоспермом наблюдается светлая зона, заполненная облитерированными клетками (см. рисунок, 1; табл. I, 1). По мере развития зерновки ширина этого пространства увеличивается (табл. I, 4).

На 8-е сут после опыления в эндосперме появляется крахмал. Осуществляются интенсивное деление клеток в периферийных районах эндосперма и прогрессивное увеличение его массы. К 20-м сут после опыления эндосперм достигает 5 мм дл.

Морфология антипод свидетельствует об их активном функциональном состоянии в течение первых 3 сут после опыления и последующей дегенерации. В 7—8-суточных зерновках исчезают даже остатки антиподальных клеток.

Сопоставление морфологических картин развития и темпов формирования зерновки у гибридов и в контроле свидетельствует о том, что отклонения от нормы у гибридных зерновок начинаются на 2—4-е сут после опыления. При этом трудно выявить общую закономерность в определении степени нарушений, поскольку для гибридных зерновок характерна чрезвычайная вариабельность их морфологического проявления. Исследованные нами одновозрастные гибридные зерновки различались по количеству клеток зародыша и эндосперма, их морфологической полноценности и сопряженности развития этих структур.

Деление зиготы и первые деления гибридного проэмбрио, как правило, происходят без нарушений. В большинстве зерновок проэмбрио развивались без видимых морфологических аномалий в течение первых 3 сут, хотя темпы их развития были медленнее, чем в контроле. Если в контрольных зародышах имелись 24—32 клетки в возрасте 3 сут, то в гибридных зародышах такое же число клеток насчитывалось, как минимум, на 1 сут позднее. В дальнейшем отставание в развитии у гибридных зародышей становится более выраженным (см. рисунок, 2).

Накопление видимых аномалий в делящихся клетках гибридных зародышей начинается через 2—3 сут их развития. Митотические деления большей части ядер зародыша происходят с нарушениями. Отдельные хромосомы или группы хромосом, а также их фрагменты обнаруживаются вне митотических фигур. Наблюдаются картины спорадического распределения хромосом в клетке (табл. I, 2). Наиболее типичным результатом таких нарушений является образование микроядер, которые присутствуют в клетке наряду с крупным анеуплоидным ядром. Количество микроядер в отдельных клетках зародыша может быть различным (от 1 до 5), величина их также варьирует. Число клеток с микроядрами в зародыше может достигать 50 % и более от общего числа клеток (см. рисунок, 5). Микроядра не делятся и, судя по тому, что в зародышах старше 12 сут их практически нет, постепенно элиминируются.

Величина крупных ядер в разных клетках гибридного зародыша также различна. Число хромосом в них варьирует от диплоидного (14) до гаплоидного (7) (Solntzeva et al., 1989). В зародышах более старшего возраста вариабельность числа хромосом меньше, а число ядер с 7 хромосомами больше.

Нарушения ядерных делений продолжают довольно длительное время — вплоть до 20 сут. Это, на наш взгляд, определяется анеуплоидией части его ядер. Чем больше степень аномалий клеточной пролиферации, тем быстрее прекращается развитие зародыша. Для гибридных зерновок одного возраста характерен полиморфизм зародышей, который определяется разными числом и размерами составляющих их клеток, формой и размерами самих зародышей, а также степенью их дифференциации. Чаще всего изменения формы зародышей не связаны с дифференциацией (табл. I, 2, 3; II, 1—4).

Наряду с аномалиями ядерных делений наблюдается отсутствие цитокинеза в ряде клеток, что приводит к возникновению крупных многоядерных ценоцитов. Ценоцитные участки могут быть местами инициации локальных некрозов, обуславливающих разделение гибридных зародышей на доли. Другим источником локальных некрозов могут быть клетки, в которых после ряда митотических делений, по-видимому, в результате дисфункции веретена дочерние ядра не образуются и соответственно не формируются клеточные перегородки. Такие клетки, как правило, отличаются большим объемом и вместо ядра содержат диспергированный хроматин (табл. I, 2).

В результате перечисленных нарушений, степень и глубина которых различны даже в зерновках одного колоса, к 20-м сут в них имеются сильно различающиеся по морфологии зародыши. В норме, как по литературным (Модилевский и др., 1957), так и по нашим собственным данным, именно к этому времени завершаются дифференциация и увеличение размеров зародыша (табл. I, 7).

Гибридные 20-суточные зародыши по морфологии и количеству клеток обычно соответствуют 6—7-суточным контрольным. При этом на них наблюдаются бугорки и выросты, как правило, не связанные с дифференциацией. Зародыши могут быть и более продвинутыми в своем развитии и степени дифференциации и соответствовать 9—10-суточным контрольным, но при этом занимать необычное положение в семяпочке (табл. II, 3). Иногда зародыши представляют собой каллусоподобные образования, состоящие из гетерогенных паренхиматозных клеток, имеющие явно выраженный эпителий (табл. II, 4). Следует отметить, что зародыши в зерновках, доживших до 20-суточного возраста, несмотря на различную степень аномалий, не выглядят некротическими (табл. II, 1—5). В связи с морфологическим разнообразием гибридных зародышей чрезвычайно различается и форма гибридных зерновок.

Эндосперм в гибридных зерновках развивается тоже с нарушениями разной степени. В большинстве гибридных зерновок первые деления ядер эндосперма осуществляются в соответствии с нормой, но только более замедленными темпами. Однако клеткообразование в гибридном эндосперме начинается, как правило, одновременно с контрольным, не позднее чем на 3-и сут. Но если в норме к 4—5-м сут эндосперм заполняет почти всю вакуоль центральной клетки зародышевого мешка, то у гибридов он может состоять лишь из нескольких клеточных слоев. При этом интенсивность клеточных делений неодинакова в разных зонах зародышевого мешка: в плацентарно-халазальной может образоваться несколько клеточных слоев, в то время как в противоположной (дорсальной) — один (см. рисунок, 3). Это является свидетельством нарушения закономерности заполнения вакуоли центральной клетки зародышевого мешка клеточным эндоспермом. Следует отметить, что развитие гибридных эндоспермов, как и зародышей, отличается вариабельностью и может иметь специфические особенности в каждой данной зерновке.

Кроме замедления ядерных делений и нарушения порядка заполнения вакуоли центральной клетки целлюлярным эндоспермом, в гибридных зерновках наблюдается широкий спектр аномалий эндоспермогенеза, связанных с дисфункцией митотического веретена. Как правило, эти аномалии наблюдаются на 2—3-и, а иногда и на 5-е сут после опыления.

Несовершенные митозы в эндосперме чаще всего характеризуются выбросами хромосом из митотических фигур, а также формированием хромосомных и хроматидных мостов. В результате нарушений ядерных делений в эндосперме, как и в зародыше, образуются микроядра. Их формирование происходит как в ценоцитной, так и в целлюлярной стадиях развития эндосперма. Количество клеток с микроядрами в 5-суточном эндосперме достигало 50 % от их общего числа. В одной клетке эндосперма, кроме крупного ядра, можно наблюдать 2—3 микроядра (см. рисунок, 4), а также отдельные глыбки хроматина, не сформировавшие ядер. Кроме того, встречались картины разобщения групп хромосом в одной клетке. Полагаем, что эти группы могут принадлежать разным геномам (табл. I, 5).

Среди аномалий эндоспермогенеза встречаются многополюсные митозы, способствующие образованию слипшихся ядер. Часто отмечаются реституционные гантелевидные ядра, возникшие в результате нерасхождения хромосом в анафазе. Эндомитотических ядер не отмечено. Нет также и строгой приуроченности ядерных аномалий к определенным участкам эндосперма.

Характерной особенностью гибридных эндоспермов является наличие слипшихся сгустков хроматина в виде пикнотических тяжей, простирающихся

через разные зоны эндосперма, хотя первоначальное их появление более присуще микропилярной его части (см. рисунок, 2; табл. I, 6). Однако следует заметить, что такие хроматиновые сгустки встречались и в эндоспермах (а иногда и в соматических тканях) контрольных зерновок, но значительно реже, чем у гибридных.

В отдельных зонах эндосперма нарушение или отсутствие цитокинеза обуславливало образование некротических зон — полостей различного размера. Такие некротические зоны встречались в эндоспермах разной степени морфологической полноценности. Иногда они выявлялись в эндоспермах, которые на протяжении довольно длительного времени развивались без значительно выраженных аномалий (табл. I, 1). Количество и размеры таких зон в эндоспермах разных зерновок могут быть различными и со временем увеличиваться.

Общей особенностью эндоспермов гибридных зерновок изучаемой комбинации является отсутствие у них дифференциации и нормальной ассимиляционной способности клеток, которая ведет к накоплению в них крахмала и белков. В гибридных эндоспермах отсутствуют морфологически разнородные зоны, свойственные 6—7-суточным эндоспермам в норме. В большинстве гибридных зерновок эндосперм начинает дегенерировать на 6—7-е сут. Механизмы его дегенерации описаны выше: тотальные или частичные нарушения карио- и цитокинезов, формирование и расширение некротических зон. Там, где клеточная ткань эндосперма сохраняется полностью до 9—11 сут, а иногда и дольше, она состоит из обедненных цитоплазмой гипертрофированных клеток зачастую с более мелкими ядрами. Очень часто светлая зона между зародышем и эндоспермом отсутствует. Не наблюдается и обычной дезинтеграции клеток эндосперма, граничащих с зародышем (табл. I, 2; II, 5). Часто наружные стенки поверхностных клеток гибридных зародышей утолщены, что создает своеобразную изоляцию зародыша от эндосперма.

В ряде зерновок уже через 9—11 сут остаются только фрагменты эндоспермальной ткани. К 14—15-м сут наблюдается полная или почти полная ее деградация. В 20-суточных зерновках, зародыши которых, как мы отметили, развиваются по-разному и имеют различную степень дефектности, эндосперм отсутствует полностью (табл. II, 3, 4) либо имеются лишь его деформированные остатки (табл. II, 2), либо он морфологически не полноценен (табл. II, 5). Продольные срезы гибридных 20-суточных зерновок чаще всего представляют собой щелеобразный зародышевый мешок без эндосперма с различными аномалиями в тканях семязпочки. Эти аномалии связаны в основном с гипертрофированным развитием каких-то групп клеток — эпидермиса нуцеллуса, всей нуцеллярной ткани, покровов семязпочки. Наблюдались картины контакта зародыша непосредственно с нуцеллусом (табл. II, 3). Это происходило в случае полного отсутствия эндосперма и изоляции зародыша от источников питания. На табл. II, 1 представлено anomальное разрастание плацента-халазы семязпочки. Все это свидетельствует о нарушении взаимодействия эмбриональных структур гибридного семени со спорофитными тканями семязпочки.

Таким образом, к 20-м сут после опыления гибридные зерновки, полученные при скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum*, представляют собой гетероморфные щуплые невыполненные семена, содержащие сильно отставший в развитии и, как правило, anomальный миксплоидный зародыш при полном или почти полном отсутствии эндосперма.

Обсуждение

Цитозмбриологическое исследование гибридных зерновок, полученных при скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum*, показало, что развитие их очень вариабельно по степени полноценности. Это позволяет выявить наиболее оптимальные сроки вычленения зародышей для дальнейшего культивирования *in vitro*. Значительное

разнообразие в развитии и морфологии гибридных зародышей в этих скрещиваниях, отмеченное и другими исследователями (Kao, Kasha, 1970; Lange, 1971), обусловлено полиморфизмом составляющих их клеток, что в свою очередь связано с разным уровнем их пloidности и степенью аномалий карิโอ- и цитокинезов.

В ходе нашего исследования установлено, что характерной особенностью всех изученных зерновок является нарушение взаимодействия зародыша и эндосперма. При этом зачастую в первые несколько суток наблюдается более или менее сопряженное их развитие, отличающееся от контрольного только замедленными темпами. Затем, по-видимому, по мере накопления аномалий эта сопряженность нарушается. Трудно выявить какие-либо статистические закономерности в этом процессе, так как развитие зародыша и эндосперма в каждой зерновке может осуществляться по-разному. Общими особенностями всех гибридных эндоспермов являются отсутствие у них дифференциации, способствующей нормальному взаимодействию с зародышем и со спорофитом, и нарушение запасовых функций, т.е. отсутствие синтеза резервных веществ. В норме накопление резервных веществ начинается в клетках эндосперма на 7—8-е сут. В гибридных эндоспермах на 7—8-е сут клетки уже очень бедны цитоплазмой, что выражается в практическом отсутствии у них базофилии. В большинстве гибридных семян именно в это время начинается деградация эндосперма. Конечным ее результатом является то, что ко времени, когда в контрольных зерновках заканчиваются рост и дифференциация зародыша, в гибридных семенах либо есть только остатки эндосперма, либо он вовсе отсутствует.

Ранее одним из авторов (Вишнякова, 1990) обсуждалась проблема взаимодействия зародыша и эндосперма на начальных этапах их развития. Вместе с рядом исследователей (Bhatnagar, Sawhney, 1981; Schel et al., 1984; и др.) мы склонны считать, что питательные вещества из эндосперма начинают поступать в зародыш только по прошествии нескольких суток, а именно со стадии видимой морфологической дифференциации зародыша (образование щитка, заложение точки роста и бугорка coleoptиле), что совпадает с началом дифференциации эндосперма.

Нужно отметить, что зародышевый мешок злаков имеет целый комплекс приспособлений для апопластического и симпластического транспорта метаболитов к развивающимся зародышу и эндосперму. Во-первых, этому способствует форма зародышевого мешка, у которого микропилярный конец удлиннен в виде гаустория, что указывает, вероятно, на поступление пластических веществ через микропилярную часть зародышевого мешка. По мере развития эндосперма вытянутость этого конца увеличивается, что придает ему еще большее сходство с гаусторием (см. рисунок, 1). Во-вторых, в течение первых 3 сут после опыления наблюдается активная деятельность антипод, передаточная функция которых не оставляет сомнения. В-третьих, известно, что после оплодотворения на оболочке зародышевого мешка у злаков, как, впрочем, и у других растений, формируется целая сеть протуберанцев, способствующих апопластическому току метаболитов (Morrison, O'Brien, 1976; Орел, Шмараев, 1987). Все эти механизмы обуславливают следующие морфологические корреляции. Окончание утилизации ткани нуцеллуса, деградация антипод и исчезновение протуберанцев на оболочке зародышевого мешка осуществляются почти одновременно — примерно на 3-и сут после оплодотворения. К этому времени в норме происходит интенсивное увеличение объема эндосперма (в 3—3.5 раза), а заметное увеличение размеров зародыша осуществляется позднее — не ранее чем через 4 сут после опыления.

Кроме того, как мы видели на примере скрещивания ячменя с рожью (Вишнякова, 1990) и как показано на ряде отдаленных скрещиваний пшеницы (Орлова, Авалкина, 1988), а также при развитии партеногенетических мятликов (Солнцева и др., 1977), проэмбрио может определенное время развиваться при полном или практически полном отсутствии эндосперма. Это же отмечали

Я.С.Модилевский с соавт. (1958). По нашим наблюдениям, этот период может длиться не менее 3 сут.

Все это является прямым и косвенным свидетельством того, что в первое время поступление метаболитов в зародышевый мешок происходит непосредственно для питания зародыша и создания массы и клеточного остова эндосперма. Очевидно, только после формирования целлюлярного эндосперма устанавливается активное его взаимодействие с зародышем. Именно с этого времени (3—5-е сут после опыления) в гибридных комбинациях происходит ингибирование роста зародыша, его последующего развития и дифференциации.

Нами вслед за другими исследователями установлено, что часть гибридных зерновок в скрещиваниях *H.vulgare* с *H.bulbosum* гибнет на ранних стадиях, а выделенные из таких зерновок зародыши оказываются бесперспективными при культивировании в условиях *in vitro*.

Альтернативой описанному выше варианту является более или менее благополучное развитие проэмбрио. Однако воздействие на него эндосперма с различной степенью дефектности приводит к нарушениям в его развитии. Известно, что эндосперм помимо питательных веществ поставляет зародышу гормоны, определяющие его рост и дифференциацию (Поддубная-Арнольди, 1976; Bhatnagar, Sawhney, 1984). Можно полагать, что воздействие аномального гибридного эндосперма на гибридный зародыш может оказаться неадекватным по нескольким причинам: 1) вследствие нарушения синтеза и поступления метаболитов из эндосперма задерживается увеличение массы зародыша; 2) нарушение гормонального обмена не способствует дифференциации зародыша; 3) дегенерирующий эндосперм может оказывать общее некротизирующее влияние на зародыш. Морфологическое проявление возможных последствий мы наблюдали в нашем материале. Во-первых, гибридные зародыши всегда в различной степени меньше контрольных; во-вторых, их дифференциация нарушена или отсутствует; в-третьих, ранняя гибель зародыша наблюдается обычно в зерновках, где дефектность эндосперма проявляется с более ранних стадий его развития.

Все эти аномалии в конечном счете проявляются в нарушении морфогенеза зародыша. Развитие гибридного зародыша ограничивается гистогенезом, переход к органогенезу чрезвычайно редок.

Как мы видели, несмотря на отсутствие дифференциации и различную степень аномалий, большая часть гибридных зародышей сохраняется в зерновках довольно долго (до 20 сут и более). Это является предпосылкой возможного поддержания их дальнейшего развития на соответствующей среде *in vitro*.

Таким образом, согласно полученным нами данным о степени развития и морфогенезе гибридных (*H.vulgare* × *H.bulbosum*) зародышей, можно сделать следующие заключения.

1. Полный эмбриогенез *in vitro* в скрещиваниях *H.vulgare* × *H.bulbosum* не осуществляется.

2. Размеры и форма гибридных зародышей очень различны. Дифференциация их нарушена или отсутствует.

3. Зародыши в гибридных зерновках, как правило, являются более стабильной структурой, чем эндосперм, и развиваются *in vivo* довольно длительное время (до 20 сут, а иногда более), что делает возможным их дальнейшее использование в условиях *in vitro*.

4. Критическим фактором в развитии гибридных зерновок является нарушение сопряженности развития зародыша и эндосперма, проявляющееся особенно сильно спустя 5—7 сут после опыления.

Значение этих закономерностей является необходимым условием для определения методических приемов преодоления несовместимости между изученными видами и получения гаплоидов ячменя.

- Банникова В.П., Хведынич О.А. Развитие зародыша при гибридизации ячменя с рожью // Бот. журн. 1975. Т. 59. № 1. С. 97—101. — Вишнякова М.А. Цитоэмбриологическое проявление межродовой несовместимости у ряда комбинаций скрещиваний ячменя (*Hordeum vulgare*) с рожью (*Secale cereale*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1221—1228. — Модилевский Я.С., Оксикюк П.Ф., Худяк М.И. и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев: Изд-во АН УССР, 1958. 336 с. — Орел Л.И., Шмараев И.Г. Процесс клеткообразования в эндосперме *Triticum aestivum* (Poaceae) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1331—1338. — Орлова И.Н., Аваликина Н.А. Развитие нуклеарного эндосперма пшеницы, ржи и тритикале // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1988. Т. 74. С. 6—15. — Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — Солнцева М.П., Левковский В.П., Кишечникова Т.И. К эмбриологии мятликов (*Poa* L.) острова Врангеля // ДАН СССР. 1977. Т. 237. № 1. С. 238—241. — Солнцева М.П., Дунаева С.Е. Изучение оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма в комбинации скрещивания *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. // Науч.-тех. бюл. ВИР. Л., 1990. Вып. 204. С. 17—26. — Хведынич О.А. Процесс оплодотворения и ранние стадии развития при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1972. 24 с. — Шмараев И.Г. Цитология эндосперма зерновки пшеницы *Triticum aestivum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 17 с. — Яковлев М.С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 7. Вып. 1. С. 121—218. — Bennet M.D., Finch R.A., Barclay I.R. The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids // Chromosoma. 1976. Vol. 54. N 2. P. 175—200. — Bhatnagar S.P., Sawhney V. Endosperm: its morphology, ultrastructure and histochemistry // Int. Rev. Cytol. 1981. Vol. 73. P. 55—102. — Cass D.D., Jensen W.A. Fertilisation in barley // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 1. P. 62—70. — Engell K. Embryology of barley: time, course and analysis of controlled fertilization and early embryo formation based on serial sections // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 9. N 2. P. 265—280. — Ho K.M., Kasha K.J. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley // Genetics. 1975. Vol. 81. N 2. P. 263—275. — Johansen D.A. Plant embryology // Chron. Bot. 1950. Vol. 24. P. 1—305. — Kao K.N., Kasha K.J. Haploidy from interspecific crosses with tetraploid barley // Barley Genetics. II / Ed. by R.A.Nilan. Wash. St.: Univ. Press, 1969. P. 82—88. — Lange W. Cytogenetisch en embriologisch onderzoek aan kruisingen tussen *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum* // Stichting voor Plantenveredeling. Wageningen: S.V.P., 1969. P. 1—162. — Lange W. Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L. 1. Production, morphology and meiosis of hybrids, haploids and dihaploids // Euphytica. 1971. Vol. 20. N 2. P. 14—29. — Luxova M. Fertilization of barley (*Hordeum distichum*) L. // Biol. plant. 1967. Vol. 9. N 1-2. P. 301—307. — Mogensen H.L. Double fertilisation in barley and the cytological explanation for haploid embryo formation, embryoides, caryopses and ovule abortion // Carlsb. Res. Commun. 1982. Vol. 47. P. 14—29. — Morrison J.N., O'Brien T.O. Cytokinesis in developing wheat grain: Division with and without a fragmoplast // Planta. 1976. Vol. 130. N 1. P. 57—67. — Norstog K. Early development of the barley embryo: fine structure // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 2. P. 123—132. — Pickering R.A. The influence of genotype on doubled haploid barley production // Euphytica. 1983. Vol. 32. N 3. P. 863—876. — Schel J.H.N., Kieft H., Lammeren A.A., San M. Interaction between embryo and endosperm during early development stages of maize caryopsis (*Zea mays*) // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 18. P. 2842—2853. — Solntzeva M.P., Дунаева С.Е., Ковалева О.Н. Cytoembryology of postgamic incompatibility in obtaining haploids of barley with use of *Hordeum bulbosum* L. // IV Nat. conf. cytogenet. Vratza, Bulgaria, 1989. P. 159—161. — Subrahmanyam N.C., Kasha K.J. Selective chromosomal elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization // Chromosoma. 1973. Vol. 42. N 2. P. 111—125.

Научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н.И.Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1991

SUMMARY

The process of fertilization, embryo- and endospermogenesis have been investigated after pollination of the spring cultivated barley of the L-421 line with the pollen mixture of different

clones of wild bulbous barley. The artificially self-fertilized cultivated barley served as a control. The fertilization in hybrid combinations occurred quite normally. However some disturbances typical of remote crossings were noted in hybrid caryopsis development. These include the nuclear and cell division anomalies, the slowing down of division rate in an embryo and endosperm. The gradual elimination of nuclear material beginning on the third- fourth day results in the formation of nuclei of different ploidy in hybrid embryo cells, hyper- and hypoaneuploid and also nuclei with the haploid chromosome number. The hybrid embryo usually survives up to 20 days, sometimes a little longer. The extreme variability of a form, size and degree of differentiation of hybrid embryos has been noted. The differentiation is absent or is outlined only in the majority of them.

УДК 633.31/.37:631.461.5

© 1992

Н. А. Проворов

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ТАКСОНОМИЕЙ БОБОВЫХ И СПЕЦИФИЧНОСТЬЮ ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С КЛУБЕНЬКОВЫМИ БАКТЕРИЯМИ

N. A. PROVOROV. THE INTERRELATIONSHIP BETWEEN THE TAXONOMY OF LEGUMES AND THE SPECIFICITY
OF THEIR INTERACTION WITH ROOT-NODULE BACTERIA

Специфичность, проявляемая бобовыми растениями при формировании клубеньков с различными по происхождению штаммами клубеньковых бактерий, связана с таксономическим делением растений. Сходство по этому признаку у видов, входящих в один род, выше, чем у видов из разных родов или триб. В то же время специфичность, проявляемая бобовыми при формировании эффективного симбиоза с ризобиями, не связана с таксономией растений. Из представленных данных следует, что способность бобовых к формированию эффективного симбиоза характеризуется более высокой скоростью эволюции, чем способность к образованию клубеньков.

Уникальной особенностью растений семейства бобовых (*Fabaceae* Lindl.) является их способность вступать в симбиоз с азотфиксирующими микроорганизмами — клубеньковыми бактериями (ризобиями). Благодаря этому свойству многие бобовые культуры не только полностью удовлетворяют свои потребности в азоте, накапливая в биомассе большое количество полноценного белка, но и обогащают почву легко доступными для других растений соединениями азота. Широкое практическое использование способности бобовых к симбиотрофному питанию азотом предопределило начавшееся более 100 лет назад интенсивное изучение биохимии, цитологии, а в последние 2 десятилетия и молекулярной генетики бобово-ризобияльного симбиоза (Мишустин, Шильникова, 1973; Проворов, Аронштам, 1991). Вместе с тем до настоящего времени остаются мало разработанными ботанические аспекты бобово-ризобияльного симбиоза: практически не изучена взаимосвязь между таксономическим делением семейства бобовых и специфичностью их взаимодействия с ризобиями.

Бобовые — одно из наиболее обширных семейств цветковых растений, распространенных практически во всех почвенно-климатических зонах Земли. Оно подразделяется на 3 подсемейства — мотыльковые (*Papilionoideae* DC.), цезальпиниевые (*Caesalpinioideae* Kunth) и мимозовые (*Mimosoideae* Kunth) — и объединяет около 750 родов (Allen, Allen, 1981; Яковлев, 1991). Поэтому неудивительно, что бобовые весьма широко варьируют по специфичности, проявляемой при взаимодействии с клубеньковыми бактериями — разнородной по генетической организации и полифилитичной по происхождению группой микроорганизмов (по современным данным, они должны быть подразделены на 4 рода: *Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Photorhizobium* — быстрорастущие и *Bradyrhizobium* — медленно растущие бактерии) (Jordan, 1984; Dreyfus et al., 1988; Ellis et al., 1989). Эффективный симбиоз, сопровождающийся интенсивной азотфиксацией и существенным увеличением биомассы, образуется при инокуляции изучаемого вида растений лишь определенными, специфичными для него штаммами ризобий,

тогда как при инокуляции другими (неспецифичными) штаммами либо формируются неактивные клубеньки, либо клубеньки вообще не возникают.

К настоящему времени накоплена обширная информация о взаимодействии представителей различных таксонов семейства бобовых с клубеньковыми бактериями. Однако систематизация экспериментальных данных проведена лишь для небольшого числа представителей подсемейства мотыльковых, обитающих в умеренных широтах (Vincent, 1954, 1962; Проворов, 1985), и закономерности проявления симбиотических признаков в различных таксонах семейства бобовых до сих пор неясны (Lieberman et al., 1985). Цель нашей работы — обобщить сведения о специфичности, проявляемой по отношению к ризобиям бобовыми, входящими во все основные таксоны этого семейства, и выяснить, существует ли связь между этой специфичностью и систематикой сем. *Fabaceae*.

Бобовые растения, входящие в группы перекрестной инокуляции

Наиболее подробно специфичность взаимодействия с клубеньковыми бактериями изучена у представителей подсемейства мотыльковых, входящих в так называемые группы перекрестной инокуляции (ГПИ). Эти группы (табл. 1) состоят из близкородственных видов растений, относящихся либо к одному роду (группе клевера), либо к нескольким таксономически близким родам из одной трибы бобовых (представители ГПИ люцерны входят в трибу *Trifolieae*, а представители ГПИ гороха — в трибу *Vicieae*). Растения каждой ГПИ вступают в эффективный симбиоз только с определенным видом ризобий, не проявляющим специфичности к другим бобовым (при взаимодействии с растениями гетерологичных ГПИ эти ризобии лишь изредка формируют не фиксирующие азот клубеньки).

Виды растений, входящие в каждую из ГПИ, по эффективности симбиоза, образуемого со штаммами соответствующего вида ризобий, могут быть разделены на несколько подгрупп. Перекрестная инокуляция между видами из одной подгруппы обычно приводит к образованию высокоэффективного симбиоза, а между видами из разных подгрупп — к формированию малоактивных или даже полностью не активных клубеньков (Vincent, 1954, 1962). При этом выяснилось, что разбиение ГПИ на такие подгруппы не коррелирует с таксономическим

* ТАБЛИЦА 1

Группы перекрестной инокуляции бобовых растений

Название группы	Растения, входящие в состав группы		Вид бактерий, специфичный для данной группы
	роды	трибы	
Группа люцерны	<i>Medicago</i> L. (люцерна), <i>Melilotus</i> Mill. (донник), <i>Trigonella</i> L. (пажитник)	<i>Trifolieae</i> (Bronn) Benth.	<i>Rhizobium meliloti</i> (клубеньковые бактерии люцерны)
Группа клевера	<i>Trifolium</i> L. (клевер)	<i>Trifolieae</i>	<i>R. trifolii</i> (клубеньковые бактерии клевера)
Группа гороха	<i>Pisum</i> L. (горох), <i>Vicia</i> L. (вика), <i>Lathyrus</i> L. (чина), <i>Lens</i> Mill. (чечевица)	<i>Vicieae</i> (Adans.) DC.	<i>R. leguminosarum</i> (клубеньковые бактерии гороха)

Примечание. Некоторые авторы (Fred et al., 1932; Мишустин, Шильникова, 1973) выделяют также ГПИ фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), люпина (*Lupinus* L., *Ornithopus* L.), сои (*Glycine* Willd.), вигны (*Vigna* Savt, *Cicer* L., *Mimosa* L. и другие тропические бобовые растения). Однако к настоящему времени установлено, что между перечисленными растениями возможна перекрестная инокуляция с образованием эффективного симбиоза (см. обзор: Проворов, 1985).

делением растений. Так, ГПИ люцерны в результате применения методов нумерической систематики (Проворов, 1985) была разделена на 3 подгруппы.

1) *Medicago cancellata* Bieb., *M. caerulea* Less. ex Ledeb., *M. falcata* L., *M. littoralis* Rohde ex Loisel., *M. lupulina* L., *M. minima* (L.) Bartalini, *M. orbicularis* (L.) Bartalini, *M. praecox* DC., *M. rigidula* (L.) All., *M. sativa* L., *M. scutellata* (L.) Mill., *Melilotus albus* Medik., *M. officinalis* (L.) Pall.

2) *Medicago arabica* (L.) Huds., *M. nigra* (L.) Krock., *Melilotus indicus* (L.) All.

3) *Medicago laciniata* (L.) Mill.

Видно, что представители рода *Medicago* входят в состав всех 3 подгрупп, тогда как первые 2 подгруппы объединяют виды из разных родов — *Medicago* и *Melilotus*. Применение методов нумерической систематики показало, что деление рода *Medicago* на подроды (*Lupularia* (Ser.) Grossh., *Falcago* Grossh., *Spirocarpos* Grossh., *Orbicularia* Grossh.) не коррелирует с принадлежностью видов растений к подгруппам соответствующей ГПИ (Проворов, 1985).

Изучение ГПИ клевера показало, что она, так же как и группа люцерны, состоит из 3 подгрупп (Vincent, 1954, 1962; Dye, 1981). При этом для рода *Trifolium*, как и для рода *Medicago*, деление видов на подроды не коррелирует с делением на подгруппы в ГПИ. Так, установлено, что виды *Trifolium dubium* Sibth., *T. hybridum* L., *T. procumbens* L., *T. repens* L. (1-я подгруппа), *T. fragiferum* L., *T. glomeratum* L., *T. retusum* L. (2-я подгруппа) и *T. ambiguum* Bieb. (3-я подгруппа) входят в подрод *Trifolium* Ser. in DC., а виды *T. hirtum* All., *T. pratense* L. (1-я подгруппа), *T. alexandrinum* L., *T. arvense* L., *T. incarnatum* L., *T. scabrum* L., *T. subterraneum* L. (2-я подгруппа) — в подрод *Lagopus* Bernh.

ГПИ гороха изучена пока значительно менее полно, чем ГПИ люцерны и клевера, и на основании имеющихся данных разделить ее на подгруппы не представляется возможным. Однако известно, что штаммы *Rhizobium leguminosarum*, выделенные из клубеньков возделываемых в Европе сортов гороха *Pisum sativum* L., вступают в эффективный симбиоз с викой мохнатой *Vicia villosa* Roth. и горошком душистым *Lathyrus odoratus* L., но не вступают в симбиоз с некоторыми сортами гороха афганского и иранского происхождения (Helz et al., 1927; Lie, 1971). Сорта вики посевной *Vicia sativa* L. по специфичности взаимодействия с различными по происхождению штаммами *Rhizobium leguminosarum* варьируют не менее широко, чем разные виды вики: *Vicia sativa*, *V. villosa*, *V. grandiflora* Scop. (Saubert, 1958). Таким образом, для ГПИ гороха, так же как и для ГПИ люцерны и клевера, отсутствует связь между специфичностью, проявляемой бобовыми при образовании с ризобиями эффективного симбиоза, и таксономическим положением растений.

Бобовые растения, не входящие в группы перекрестной инокуляции

Способность к симбиозу с ризобиями к настоящему времени обнаружена более чем у 90 % исследованных видов семейства бобовых (табл. 2). Подавляющее большинство видов бобовых на основании данных, полученных при изучении их симбиотических свойств, не может быть отнесено к какой-либо четко очерченной ГПИ. Известно, однако, что эти виды существенно варьируют по специфичности, проявляемой ими при взаимодействии с ризобиями. Одни из них вступают в симбиоз с узким кругом штаммов, сходных по культурально-биохимическим свойствам и выделенных из клубеньков этого же вида или таксономически близких видов бобовых. К числу таких растений относятся представители родов *Astragalus* L. (Chen, Shu, 1944), *Dalea* Lucanus (Whiting et al., 1926), *Psoralea* L. (Appleman, Sears, 1942), *Galega* L. (Lindström et al., 1983) и др. Многие другие бобовые (главным образом произрастающие в тропиках) способны к эффективному симбиозу с чрезвычайно широким кругом штаммов ризобий, варьирующих по куль-

ТАБЛИЦА 2

Способность растений семейства бобовых к симбиозу с клубеньковыми бактериями (по: Allen, Allen, 1981)

Подсемейство	Число родов			Число видов		
	общее	способность рода к симбиозу		общее	способность рода к симбиозу	
		исследовали	обнаружили		исследовали	обнаружили
<i>Papilionoideae</i> (мотыльковые)	505	269	255(95%)	12215—13792	2462	2416(99%)
<i>Mimosoideae</i> (мимозовые)	66	31	24(84%)	2506—2920	388	351(94%)
<i>Caesalpinioideae</i> (цезальпиниевые)	177	65	26(40%)	2716—2816	258	78(30%)

Примечание. Отсутствие способности к симбиозу у большинства представителей подсемейства цезальпиниевых является вторичным признаком, связанным, по-видимому, с утолщением клеточных стенок корневых волосков вследствие перехода растений к ксерофитному образу жизни (Allen, Allen, 1936b).

турально-биохимическим свойствам и генетической организации и зачастую выделенных из клубеньков таксономически неродственных видов растений. В частности, представители родов *Vigna* Savi, *Macroptilium* (Benth.) Urban, *Lablab* Adans., *Phaseolus* L. способны к симбиозу со штаммами, относящимися к разным родам клубеньковых бактерий (Walker, Brown, 1935; Allen, Allen, 1936a,b; Varua, Bhaduri, 1967). При этом необходимо отметить, что наименее специализированными микросимбионтами являются медленнорастущие клубеньковые бактерии (*Bradyrhizobium*), среди которых выявлены штаммы, вступающие в симбиоз с представителями всех 3 подсемейств бобовых (Allen, Allen, 1936a). При изучении тропических быстрорастущих штаммов *Rhizobium* был выявлен штамм NGR234 (выделенный из клубеньков *Lablab* в Новой Гвинее), способный к эффективному симбиозу с представителями различных триб подсемейства мотыльковых (*Vigna*, *Desmodium* Desv., *Tephrosia* Pers.) и мимозовых (*Leucaena* Benth., *Acacia* Mill.), а также образующий неактивные клубеньки у некоторых тропических представителей сем. *Ulmaceae* (Stanley, Cervantes, 1991).

Для того чтобы систематизировать накопленные в литературе данные о специфичности взаимодействия различных видов бобовых с ризобиями, мы ввели понятие «элементарный тест на перекрестную инокуляцию» (ЭТПИ). Если штамм ризобий, выделенный из клубеньков вида А, образует клубеньки на растениях вида В, то мы считаем, что для этих 2 видов растений осуществлен положительный ЭТПИ (который может приводить к формированию как эффективного, так и неэффективного симбиоза), а если клубеньки не образовались, то отрицательный ЭТПИ. Обобщив результаты 66 работ, выполненных в период с 1914 по 1986 г., мы суммировали сведения о 8680 ЭТПИ (из которых для 2870 ЭТПИ имеются данные об эффективности сформировавшегося симбиоза), проведенных с представителями 132 родов, входящих в состав 31 трибы из всех 3 подсемейств бобовых (табл. 3).

Статистический анализ полученных данных показал, что доля положительных ЭТПИ, вычисленная от общего их числа, выше для видов, входящих в роды из одной трибы, чем для видов, входящих в роды из разных триб, и еще выше — для видов, входящих в один род (табл.4). В то же время доля ЭТПИ, в которых наблюдали формирование эффективного симбиоза, вычисленная от общего числа изученных по этому показателю положительных ЭТПИ, не зависит от того, куда входят сопоставляемые виды растений — в один род или в разные подсемейства бобовых (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3

Трибы и роды бобовых растений, не входящие в группы перекрестной инокуляции

Трибы	Роды	Источник
Подсемейство <i>Caesalpinioidea</i> Kunth		
<i>Cassieae</i> Bronn	<i>Cassia</i> L., <i>Labichea</i> Gaud. ex DC	Conklin, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Wilson, 1944; McKnight, 1949; Burton, 1952; Lange, 1962; Trinick, 1968, 1980; Trinick, Galbraith, 1980
<i>Detarieae</i> DC.	<i>Hymenaea</i> L.	Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940
<i>Cercideae</i> Bronn	<i>Bauhinia</i> L.	Parker, 1933
Подсемейство <i>Mimosoidea</i> Kunth		
<i>Mimoseae</i> Bronn	<i>Anadenanthera</i> Speg., <i>Desmanthus</i> Willd., <i>Dichrostachys</i> Wight. et Arn., <i>Elephanthorrhiza</i> Benth., <i>Leucaena</i> Benth., <i>Mimosa</i> L., <i>Neptunia</i> Lour., <i>Prosopis</i> L., <i>Schranksia</i> Willd.	Parker, 1933; Wilson, 1944; McKnight, 1949; Trinick, 1965, 1968, 1980; Jensen, 1967; Dadarval et al., 1977; Dadarval, 1980; Trinick, Galbraith, 1980; Bromfield, Roughley, 1980; Felker, Clark, 1980; Basak, Goyal, 1980; Dreyfus, Dommergues, 1981; Keyser et al., 1982b; Lindström et al., 1983; Tang et al., 1982; Ikram, 1983; Shoushtari, Pepper, 1985
<i>Parkieae</i> (Wight et Arn.) Benth.	<i>Parkia</i> R.Br.	Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940
<i>Acacieae</i> Benth.	<i>Acacia</i> Mill.	Allen, Allen, 1939, 1940; McKnight, 1949; Lange, 1961, 1962.; Lange, Parker, 1961; Proctor, 1963; Habish, Khairi, 1968; Trinick, 1968, 1980; Dadarval et al., 1977; Dadarval, 1980; Trinick, Galbraith, 1980; Basak, Goyal, 1980; Dreyfus, Dommergues, 1981; Lawrie, 1983; Barnett et al., 1985
<i>Ingeae</i> Benth.	<i>Albizia</i> Durazz., <i>Enterolobium</i> Mart., <i>Inga</i> Mill., <i>Lysiloma</i> Benth., <i>Pithecellobium</i> Mart.	Parker, 1933; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Wilson, 1944; Lange, 1961; Proctor, 1963; Basak, Goyal, 1980; Trinick, Galbraith, 1980
Подсемейство <i>Papilionoidea</i> DC		
<i>Swartzieae</i> DC	<i>Swartzia</i> Schreb.	Allen, Allen, 1981
<i>Sophoreae</i> (Bronn) DC.	<i>Bolusanthus</i> Harms, <i>Sophora</i> L.	Lindström et al., 1983
<i>Dalbergieae</i> Bronn ex DC.	<i>Andira</i> A.Juss., <i>Dalbergia</i> L., <i>Pterocarpus</i> Jacq.	Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Trinick, 1968; Dadarval et al., 1977; Trinick, Galbraith, 1980
<i>Thermopsidaeae</i> Yakovl.	<i>Baptisia</i> Vent., <i>Thermopsis</i> R.Br.	Conklin, 1936; Wilson, 1944; Burton, 1952
<i>Genisteae</i> (Adans.) Benth.	<i>Cytisus</i> Willd., <i>Genista</i> L., <i>Laburnum</i> Fabr., <i>Lupinus</i> L., <i>Spartium</i> L., <i>Ulex</i> L.	Simon, 1914; Conklin, 1936; Raju, 1936; Allen, Allen, 1939, 1940; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; McKnight, 1949; Johnson, Allen, 1952; Gregory, Allen, 1953; Федоров, Свитыч, 1954; Lange, Parker, 1960, 1961; Lange, 1961, 1962; Proctor, 1963; Parker, Oakley, 1963; Trinick, 1965, 1968; Abdel-Ghaffar, Jensen, 1966; Jensen, 1967; Barua, Bhaduri, 1967; Habish, Khairi, 1968; Caradus, Silvester, 1979; Trinick, Galbraith, 1980; Lindström et al., 1983; Walsh et al., 1983

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Трибы	Роды	Источник
<i>Mirbelieae</i> (Benth.) Polhill	<i>Aotus</i> Smith., <i>Brachysema</i> R.Br., <i>Chorizema</i> Labill., <i>Daviesia</i> Smith., <i>Dillwynia</i> Smith., <i>Erichsenia</i> Hemsl., <i>Euchilopsis</i> F.Muell., <i>Eutaxia</i> R.Br., <i>Gastrolobium</i> R.Br., <i>Gompholobium</i> Smith., <i>Isotropis</i> Benth., <i>Jacksonia</i> R.Br. ex Smith., <i>Latrobea</i> Meisn., <i>Mirbelia</i> Smith., <i>Oxylobium</i> Andrews., <i>Pultenaea</i> Smith., <i>Sphaerolobium</i> Smith., <i>Viminaria</i> Smith.	McKnight, 1949; Bowen, 1959; Lange, Parker, 1961; Lange, 1961, 1962; Lawrie, 1983; Barnet et al., 1985
<i>Bossiaeeae</i> (Benth.) Hutch	<i>Bossiaea</i> Vent., <i>Goodia</i> Salisb., <i>Platylobium</i> Sm., <i>Templetonia</i> R.Br. ex Ait.	McKnight, 1949; Lange, Parker, 1961; Lange, 1961, 1962; Lawrie, 1983
<i>Crotalarieae</i> (Benth.) Hutch.	<i>Aspalathus</i> L., <i>Crotalaria</i> L., <i>Lotononis</i> (DC.) Eckl. et Zeh.	Conklin, 1936; Raju, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Chen, Shu, 1944; Wilson, 1944; McKnight, 1949; Burton, 1952; Johnson, Allen, 1952; Norris, 1958; Trinick, 1968, 1980; Trinick, Galbraith, 1980
<i>Millettieae</i> Miq.	<i>Derris</i> Lour., <i>Lonchocarpus</i> Kunth., <i>Mundulea</i> (DC.) Benth., <i>Piscidia</i> L., <i>Pongamia</i> Vent., <i>Tephrosia</i> Pers., <i>Wisteria</i> Nutt.	Parker, 1933; Raju, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Chen, Shu, 1944; Wilson, 1944; Proctor, 1963; Trinick, 1968, 1980
<i>Abreae</i> (Wight. et Arn.) Hutch.	<i>Abrus</i> Adans.	Allen, Allen, 1936a; Wilson, 1944; Trinick, 1968
<i>Robinieae</i> (Benth.) Hutch.	<i>Robinia</i> L., <i>Sesbania</i> Adans.	Simon, 1914; Raju, 1936; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Johnson, Allen, 1952; Gregory, Allen, 1953; Proctor, 1963; Trinick, 1968; Keyser et al., 1982b; Lindström et al., 1983
<i>Aeschynomeneae</i> (Benth.) Hutch.	<i>Aeschynomene</i> L., <i>Arachis</i> L., <i>Smithia</i> Ait., <i>Stylosanthes</i> Swartz., <i>Zornia</i> J.F.Gmel.	Simon, 1914; Carrol, 1934; Raju, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Aquino, Madamba, 1939; McKnight, 1949; Burton, 1952; Norris, 1958; Bowen, 1959; Trinick, 1968, 1980; Habish, Khairi, 1968; Mannetje, 1969; Dadarval et al., 1974, 1977; Date, Norris, 1979; Pueppke et al., 1980; Dadarval, 1980; Trinick, Galbraith, 1980; Ikram, 1983; Stowers, Eaglesham, 1984
<i>Amorpheae</i> Boriss.	<i>Amorpha</i> L., <i>Dalea</i> Lucanus., <i>Parryella</i> A.Gray.	Sears, Clark, 1930; Raju, 1936; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Proctor, 1963
<i>Psoraleeae</i> (Benth.) Rydb.	<i>Psoralea</i> L.	Appleman, Sears, 1942
<i>Indigoferaeae</i> (Benth.) Rydb.	<i>Cyamopsis</i> L., <i>Indigofera</i> L.	Raju, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Chen, Shu, 1944; McKnight, 1949; Burton, 1952; Johnson, Allen, 1952; Bowen, 1959; Trinick, 1968
<i>Desmodieae</i> (Benth.) Hutch.	<i>Alysicarpus</i> Desv., <i>Desmodium</i> Desv., <i>Lepedeza</i> Mich., <i>Uraria</i> Desv.	Simon, 1914; Carrol, 1934; Conklin, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Chen, Shu, 1944; McKnight, 1949; Erdman, 1950; Burton, 1952; Gregory, Allen, 1953; Bowen, 1959; Proctor, 1963; Trinick, 1968, 1980; Dadarval et al., 1977; Dadarval, 1980; Trinick, Galbraith, 1980; Ikram, 1983; Morrison et al., 1986

Трибы	Роды	Источник
<i>Phaseoleae</i> DC.	<i>Amphicarpa</i> Nutt., <i>Apios</i> Fabr., <i>Cajanus</i> DC., <i>Calopogonium</i> Desv., <i>Canavalia</i> DC., <i>Centrosema</i> (DC.) Benth., <i>Clitoria</i> L., <i>Dolichos</i> L., <i>Erythrina</i> L., <i>Flemingia</i> Ait., <i>Galactia</i> P.Browne, <i>Glycine</i> Willd., <i>Hardenbergia</i> Benth., <i>Kennedya</i> Vent., <i>Lablab</i> Adans., <i>Macroptilium</i> (Benth.) Urban., <i>Macrotyloma</i> (Wight et Arn.) Verdc., <i>Mucuna</i> Adans., <i>Phaseolus</i> L., <i>Psophocarpus</i> DC., <i>Pueraria</i> DC., <i>Rhynchosia</i> Lour., <i>Strophostyles</i> Elliott, <i>Teramnus</i> R.Br., <i>Vigna</i> Savi	Simon, 1914; Sears, Carrol, 1927; Sears, Clark, 1930; Parker, 1933; Carrol, 1934; Walker, Brown, 1935; Conklin, 1936; Raju, 1936; Palacios, Bari, 1936; Allen, Allen, 1936a, 1939, 1940; Aquino, Madamba, 1939; Appleman, Sears, 1942; Chen, Shu, 1944; Wilson, 1944; McKnight, 1949; Burton, 1952; Johnson, Allen, 1952; Gregory, Allen, 1953; Bowen, 1959; Lange, Parker, 1961; Lange, 1961, 1962; Proctor, 1963; Trinick, 1965, 1968, 1980; Barua, Bhaduri, 1967; Доросинский, Лазарева, 1968; Лазарева, Доросинский, 1969; Mannetje, 1969; Dadarval et al., 1977; Date, Norris, 1979; Trinick, Galbraith, 1980; Dadarval, 1980; Basak, Goyal, 1980; Bromfield, Roughley, 1980; Pueppke et al., 1980; Bal et al., 1982; Keyser et al., 1982a,b; Ikram, 1983; Lawrie, 1983; Lindström et al., 1983; Tang et al., 1982; Stowers, Eaglesham, 1984; Hattori, Johnson, 1984; Barnet et al., 1985; Morrison et al., 1986
<i>Galegeae</i> (Bronn) Torr. et Gray	<i>Astragalus</i> L., <i>Caragana</i> Fabr., <i>Colutea</i> L., <i>Galega</i> L., <i>Glycirriza</i> L., <i>Oxytropis</i> DC., <i>Swainsona</i> Salisb.	Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Chen, Shu, 1944; Gregory, Allen, 1953; Proctor, 1963; Jensen, 1967; Keyser et al., 1982b; Walsh et al., 1983; Lawrie, 1983; Lindström et al., 1983
<i>Hedysareae</i> DC.	<i>Hedysarum</i> L., <i>Onobrychis</i> Mill.	Simon, 1914; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Walsh et al., 1983; Casella et al., 1984
<i>Loteae</i> DC.	<i>Anthyllis</i> L., <i>Dorycnium</i> Mill., <i>Lotus</i> L., <i>Tetragonolobus</i> Scop.	Simon, 1914; Appleman, Sears, 1942; Wilson, 1944; Erdman, Means, 1949; Gregory, Allen, 1953; Proctor, 1963; Brockwell et al., 1966; Jensen, 1967; Bromfield, Roughley, 1980; Lindström et al., 1983
<i>Coronilleae</i> (Adans.) Boiss.	<i>Coronilla</i> L., <i>Ornithopus</i> L., <i>Securigera</i> DC.	Simon, 1914; Appleman, Sears, 1942; Proctor, 1963; Parker, Oakley, 1963; Trinick, 1965, 1968; Jensen, 1967; Caradus, Silvester, 1979; Lindström et al., 1983; Walsh et al., 1983; Casella et al., 1984; Shoushtari, Pepper, 1985
<i>Cicereae</i> Alefeld.	<i>Cicer</i> L.	Raju, 1936; Habish, Khairi, 1968; Dadarval et al., 1977; Dadarval, 1980
<i>Trifolieae</i> (Bronn) Benth.	<i>Ononis</i> L.	Wilson, 1944
<i>Carmichaelieae</i> Hutch.	<i>Carmichaelia</i> R.Br.	Lindström et al., 1983

Примечание. Систематика бобовых дана по: Яковлев, 1991.

ТАБЛИЦА 4

Способность к перекрестной инокуляции у бобовых растений, находящихся в разной степени таксономического родства

Таксономическое родство сопоставляемых растений	Общее число ЭТПИ* для видов растений, состоящих в данной степени родства	Число ЭТПИ, для которых исследована эффективность симбиоза	Доля положительных ЭТПИ от общего их числа, %	Доля ЭТПИ*, в которых наблюдалось образование эффективного симбиоза, %
Входят в один род	1051	731	86.6±0.87	72.2±1.55
Входят в разные роды одной трибы	1917	557	65.4±1.09	72.0±1.90
Входят в разные трибы одного подсемейства	3256	860	56.2±0.86	75.0±1.55
Входят в разные подсемейства	2456	722	58.6±0.99	76.7±1.47
Для всего семейства бобовых	8680	2870	62.5±0.52	74.9±0.81

Примечание. ЭТПИ — элементарный тест на перекрестную инокуляцию. *Учитывали только положительные ЭТПИ (в которых образовались клубеньки).

Обсуждение

Таким образом, из данных литературы следует, что специфичность, проявляемая разными видами бобовых при образовании с ризобиями клубеньков, связана с таксономическим делением растений. Действительно, группы сходных по этому признаку бобовых (ГПИ) состоят из видов, входящих в состав либо одного и того же рода, либо нескольких таксономически близких родов из одной трибы (табл. 1). У видов, не включенных в эти группы, вероятность перекрестной инокуляции выше в случае, если они входят в одну трибу или в один род, нежели в случае, если они входят в разные трибы или подсемейства бобовых (табл. 4).

Иная картина наблюдается при анализе специфичности, проявляемой бобовыми при формировании с ризобиями эффективного симбиоза, приводящего к активной фиксации атмосферного азота и существенному увеличению биомассы растений. Распределение по этому признаку видов, входящих в ГПИ, на подгруппы не связано с таксономическим родством растений. Отсутствует данная связь и у бобовых, не входящих в ГПИ (табл. 4).

Полученные результаты позволяют предположить, что способность формировать при взаимодействии с ризобиями клубеньки является признаком бобовых, более жестко детерминированным в эволюции растений, чем способность индуцировать у находящихся в клубеньках бактерий нитрогеназную активность. В пользу этого предположения свидетельствуют, в частности, результаты генетического анализа симбиотических свойств бобовых: способность формировать клубеньки у них обычно доминирует над неспособностью, а способность фиксировать азот может быть как доминантным, так и рецессивным признаком (Vest, 1970; Vest, Galdwell, 1972; Nutman, 1984).

Другим доказательством справедливости сделанного предположения является то, что на начальных стадиях формирования бобово-ризобиального симбиоза, связанных с возникновением и развитием клубеньков, требуется, как это ни удивительно, более специфичное взаимодействие партнеров, чем на конечных стадиях, на которых происходит активация генов азотфиксации у микросимбионта. Так, высокой избирательностью характеризуется взаимо-

действие липополисахаридов клеточной стенки ризобий с лектинами, находящимися на поверхности корневых волосков растений-хозяев (Dazzo, Truchet, 1983). Весьма специфичной оказалась также ктивация бактериальных генов вирулентности корневыми экссудатами бобовых (Long, Ehrhardt, 1989). В то же время было показано, что нитрогеназная активность ризобий может быть индуцирована *in vitro* экссудатами клеточных культур как бобовых, так и небобовых растений (Hess et al., 1981a,b; De Morganville et al., 1981). Преодоление барьера заражаемости ризобиями лядвенца (*Rhizobium loti*) «гетерологического» растения-хозяина — белого клевера при обработке его семян смесью пектиназы и целлюлазы приводит к формированию активно фиксирующих азот клубеньков (Al-Mallah et al., 1987).

Представленные сведения о различной скорости эволюции способности формировать клубеньки и фиксировать азот дают основание предположить, что первый из этих признаков возник у бобовых значительно раньше, чем второй. Более того, на начальном этапе эволюции бобово-ризобияльной системы взаимоотношения партнеров могли носить даже антагонистический характер, о чем свидетельствует, в частности, близкое генетическое родство *Rhizobium* с фитопатогенными агробактериями (Jordan, 1984).

Ранее мы приводили данные о том, что механизмы сопряженной эволюции (коэволюции) растений и микроорганизмов в симбиотической и паразитической системах могут существенно различаться (Проворов, 1987, 1991). По-видимому, механизм и темпы коэволюции бактерий и растений на первом («паразитическом») этапе становления бобово-ризобияльной системы, связанным с возникновением клубенькообразования, были иными, чем на втором («симбиотическом») этапе, который завершился формированием механизмов фиксации и усвоения атмосферного азота. Проверка справедливости этого предположения, требующая проведения широкого сравнительного анализа структурно-функциональной организации генов, контролирующих клубенькообразование и азотфиксацию у различных видов клубеньковых бактерий и бобовых растений, является задачей дальнейших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Доросинский Л.М., Лазарева Н.М. О специфичности клубеньковых бактерий сои и люпина // Микробиология. 1968. Т. 37. № 1. С. 115—121. — Лазарева Н.М., Доросинский Л.М. О специфичности клубеньковых бактерий сои и люпина // Микробиология. 1969. Т. 38. № 6. С. 1075—1079. — Мишустин Е.Н., Шильникова В.К. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс. М.: Наука, 1973. 288 с. — Проворов Н.А. Специфичность взаимодействия клубеньковых бактерий и бобовых растений и эволюция бобово-ризобияльного симбиоза // С.-хоз. биол. 1985. № 3. С. 34—47. — Проворов Н.А. Коэволюция растений с симбиотическими и паразитическими микроорганизмами: сравнительный анализ // Микол. и фитопатол. 1987. Т. 21. № 2. С. 191. — Проворов Н.А. Происхождение и эволюция бобово-ризобияльного симбиоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 1. С. 77—87. — Проворов Н.А., Аронштам А.А. Генетика симбиотической азотфиксации у клубеньковых бактерий // Итоги науки и техники. Сер. микробиол. Т. 23. М.: ВИНТИ, 1991. С. 3—97. — Федоров М.В., Свитыч К.А. Специфичность рас клубеньковых бактерий люпина // ДАН СССР. 1954. Т. 97. № 6. С. 1069—1072. — Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. Л.: Наука, 1991. 144 с. — Abdel-Ghaffar A.S., Jensen H.L. The rhizobia of *Lupinus densiflorus* Benth. with some remarks on the classification of root nodule bacteria // Arch. Microbiol. 1966. Vol. 54. N 4. P. 393—405. — Al-Mallah M.K., Davey M.R., Cocking E.C. Enzymatic treatment of clover root hairs removes a barrier to *Rhizobium*-host specificity // Biotechnol. 1987. Vol. 5. N 8. P. 1319—1322. — Allen O.N., Allen E.K. Root-nodule bacteria of some tropical leguminous plants. 1. Cross-inoculation studies with *Vigna sinensis* L. // Soil Sci. 1936a. Vol. 42. N 6. P. 61—73. — Allen O.N., Allen E.K. Plants in the sub-family *Caesalpinioideae* observed to be lacking nodules // Soil Sci. 1936b. Vol. 42. N 2. P. 87—91. — Allen O.N., Allen E.K. Root nodule bacteria of some tropical leguminous plants. 2. Cross-inoculation tests within the cowpea group // Soil Sci. 1939. Vol. 47. N 1. P. 63—76. —

Allen O.N., Allen E.K. Response of peanut plants to inoculation with rhizobia, who special reference to morphological development of the nodules // Bot. Gazet. 1940. Vol. 102. N 1. P. 121—142. — Allen O.N., Allen E.K. The Leguminosae. A source book of characteristics, uses and nodulation. Wisconsin: Univ. Press, 1981. 800 p. — Appleman M.D., Sears O.H. Further evidence of interchangeability among the groups of *Rhizobium leguminosarum* // Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 1942. Vol. 7. N 1. P. 263—264. — Aquino D.I., Madamba A.L. A study of root nodule bacteria of certain leguminous plants // Phillip. Agr. 1939. Vol. 28. N 2. P. 120—132. — Bal A.K., Shantharam S., Wong P.W. Nodulation of pole bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Rhizobium* species of two cross-inoculation groups // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol. 44. N 4. P. 965—971. — Barnett Y.M., Catt P.C., Hearne D.H. Biological nitrogen fixation and root-nodule bacteria (*Rhizobium* sp. and *Bradyrhizobium* sp.) in two rehabilitating sand dune areas planted with *Acacia* spp. // Austral. J. Bot. 1985. Vol. 33. N 5. P. 595—610. — Barua M., Bhaduri P.N. Rhizobial relationship of the genus *Phaseolus*. 1. Cross-inoculation performance of different species to *R. phaseoli*, *R. japonicum* and the cowpea organism // Canad. J. Microbiol. 1967. Vol. 13. N 7. P. 910—913. — Basak M.K., Goyal S.K. Studies on tree legumes. 2. Further additions to the list of nodulating tree legumes // Plant and Soil. 1980. Vol. 56. N 1. P. 33—37. — Bowen G.D. Specificity and nitrogen fixation in the *Rhizobium* symbiosis of *Centrosema pubescens* Benth. // Queensl. J. Agr. Sci. 1959. Vol. 16. N 4. P. 267—281. — Brockwell J., Hely F.W., Neal-Smith C.A. Some symbiotic characteristics of rhizobia responsible for spontaneous, effective field nodulation of *Lotus hispidus* // Austral. J. Exp. Agr. Anim. Husb. 1966. Vol. 6. N 23. P. 365—370. — Bromfield E., Roughley R. Characterization of rhizobia isolated from nodules of locally adapted *Clycine max* grown in Nigeria // Ann. Appl. Biol. 1980. Vol. 95. N 2. P. 185—190. — Burion J.C. Host specificity among certain plants in the cowpea cross-inoculation group // Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 1952. Vol. 16. N 4. P. 356—358. — Caradus J.R., Silvester W.B. A comparative study of strains of *Rhizobium lupini* on *Lupinus arboreus* // New Zel. J. Agr. Res. 1979. Vol. 22. N 2. P. 329—334. — Carrol W.R. A study of *Rhizobium* species in relation to nodule formation on the roots of Florida legumes // Soil Sci. 1934. Vol. 37. N 2. P. 117—134. — Casella S., Gault R.R., Reynolds K.C., Dyson J.R., Brockwell J. Nodulation studies on legumes exotic to Australia: *Hedysarum coronarium* // FEMS Microbiol. Lett. 1984. Vol. 22. N 1. P. 37—45. — Chen H.K., Shu M.K. Note on the root-nodule bacteria of *Astragalus sinicus* L. // Soil Sci. 1944. Vol. 58. N 4. P. 291—295. — Conklin M.E. Studies of the root nodule organisms of certain wild legumes // Soil Sci. 1936. Vol. 41. N 3. P. 167—185. — Dadarval K.R. Host bacterium factors involved in legume symbiosis // Indian. J. Microbiol. 1980. Vol. 20. N 3. P. 245—252. — Dadarval K.R., Prabha S., Tauro P., Subba Rao N.S. Serology and host range infectivity of «cowpea» group rhizobia // Indian. J. Exp. Biol. 1977. Vol. 15. N 6. P. 462—465. — Dadarval K.R., Singh C.S., Subba Rao N.S. Nodulation and serological studies of rhizobia from six species of *Arachis* // Plant and Soil. 1974. Vol. 40. N 3. P. 535—544. — Date R.A., Norris D.O. *Rhizobium* screening of *Stylosanthes* species for effectiveness in nitrogen fixation // Austral. J. Agr. Res. 1979. Vol. 30. N 1. P. 85—104. — Dazzo F.B., Truchet G.L. Interactions of lectins and their saccharide receptors in the *Rhizobium* — legume symbiosis // J. Membr. Biol. 1983. Vol. 73. N 1. P. 1—6. — De Moranville C.J., Kaminski A.R., Barnett N.M., Bottino P.J., Blevins D.G. Substances from cultivated bean cells which stimulate or inhibit acetylene reduction by free-living *Rhizobium japonicum* // Physiol. Plant. 1981. Vol. 52. N 1. P. 52—58. — Dreyfus B.L., Dommergues Y.R. Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium* // Appl. Environ. Microbiol. 1981. Vol. 41. N 1. P. 97—99. — Dreyfus B.L., Garcia J.L., Gillis M. Characterization of *Azorhizobium caulinodans* gen. nov. sp. nov., a stem-nodulating nitrogen-fixing bacterium isolated from *Sesbania rostrata* // Int. J. Syst. Bacteriol. 1988. Vol. 38. N 1. P. 89—98. — Dye M. Rothamsted collection of *Rhizobium*. Catalogue of strains. 3 ed. Rothamsted: Exper. Stat., 1981. 196 p. — Ellis J., Hungria M., Rizzo N., Eaglesham A.R.J., Hardy R.F.W. First photosynthetic N₂-fixing *Rhizobium* // Plant Phys. 1989. Vol. 89. N 4. P. 180. — Erdman L.W. The effectivity of different strains of *Rhizobium* of annual and perannual lespedezas // Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 1950. Vol. 15. P. 173—176. — Erdman L.W., Means U.M. Strains of *Rhizobium* effective on the trefoils, *Lotus corniculatus* and *Lotus uliginosus* // Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 1949. Vol. 14. P. 170—175. — Felker P., Clark P.R. Nitrogen fixation (acetylene reduction) and cross inoculation in 12 *Prosopis* (mesquite) species // Plant and Soil. 1980. Vol. 57. N 2-3. P. 177—186. — Fred E.B., Baldwin I.L., McCoy E. Root nodule bacteria and leguminous plants. Madison: Univ. Wisc. Stud. Sci. 1932. 343 p. — Gregory K.F., Allen O.N. Physiological variation and host range specificities of rhizobia isolated from *Caragana arborescens* L. // Canad. J. Bot. 1953. Vol. 31. N 6. P. 730—738. — Habish H.A., Khairi S.M. Nodulation of legumes in the Sudan: cross-inoculation groups and

the associated *Rhizobium* strains // Exp. Agr. 1968. Vol. 4. N 3. P. 227—231. — Hettori J., Johnson D.A. Fast-growing *Rhizobium japonicum* that effectively nodulates several commercial *Glycine max* (L.) Merrill. cultivars // Appl. Environ. Microbiol. 1984. Vol. 48. N 1. P. 234—235. — Helz G.E., Baldwin I.L., Fred E.B. Strain variation and host specificity of the root-nodule bacteria of the pea group // J. Agr. Res. 1927. Vol. 35. N 11. P. 1039—1055. — Hess D., Lustig B. Transfilter associations of nonleguminous plants with rhizobia: channeling of N_2 fixed by rhizobia into the nitrogen metabolism of *Portulaca grandiflora* callus tissues // Experientia. 1981a. Vol. 37. N 5. P. 475—476. — Hess D., Schatzle H., Dressler K. In vitro associations of tomato plants and *Rhizobium*: induction of nitrogenase activity // Experientia. 1981b. Vol. 37. N 9. P. 961—962. — Ikram A. *Rhizobium* inoculation of *Calopogonium caeruleum* // Soil Biol. Biochem. 1983. Vol. 15. N 5. P. 537—541. — Jensen H.L. Mutual host plant relationships in two groups of legume root nodule bacteria (*Rhizobium* spp.) // Arch. Microbiol. 1967. Vol. 59. N 1-3. P. 174—179. — Johnson M.D., Allen O.N. Nodulation studies with special reference to strains isolated from *Sesbania* species // Ant. van. Leeuwenhoek. 1952. Vol. 18. N 1. P. 13—22. — Jordan D.C. *Rhizobiaceae* // Bergey's Manual of Systematic Bacteriol./ Ed. by N.R.Krieg. Baltimore; London: Williams and Wilkins, 1984. Vol. 1. P. 234—256. — Keyser H.H., Berkum P. van, Weber D.F. A comparative study of the physiology of symbiosis formed by *Rhizobium japonicum* with *Glycine max*, *Vigna unguiculata* and *Macroptilium atropurpureum* // Plant Physiol. 1982a. Vol. 70. N 6. P. 1626—1630. — Keyser H.H., Bohlool B.B., Hu T.S., Weber D.F. Fast-growing rhizobia isolated from root nodules of soybean // Science. 1982b. Vol. 215. N 4540. P. 1631—1632. — Lange R.T. Nodule bacteria associated with the indigenous *Leguminosae* of South-Western Australia // J. Gen. Microbiol. 1961. Vol. 26. N 2. P. 351—359. — Lange R. T. Susceptibility of indigenous South-West Australian legumes to infection by *Rhizobium* // Plant and Soil. 1962. Vol. 17. N 1. P. 134—136. — Lange R.T., Parker C.A. Effective nodulation of *Lupinus digitatus* by native rhizobia in South' Western Australia // Plant and Soil. 1961. Vol. 15. N 2. P. 193—198. — Lawrie A.C. Relationships among rhizobia from native Australian legumes // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 45. N 6. P. 1822—1828. — Lie T.A. Temperature-dependent root-nodule formation in pea cv. Iran // Plant and Soil. 1971. Vol. 34. N 3. P. 751—752. — Lieberman M.T., Mallory L.M., Simkins S., Alexander M. Numerical taxonomic analysis of cross-inoculation patterns of legumes and *Rhizobium* // Plant and Soil. 1985. Vol. 84. N 2. P. 225—244. — Lindström K., Jarvis B.D., Lindström P.E., Patel J.J. DNA homology, phage-typing and cross-inoculation studies of rhizobia infecting *Galega* species // Canad. J. Microbiol. 1983. Vol. 29. N 7. P. 781—789. — Long S.R., Ehrhardt D.W. New route to a sticky subject // Nature. 1989. Vol. 338. N 6216. P. 545—546. — Mannetje L. *Rhizobium* affinities and phenetic relationships within the genus *Stylosanthes* // Austral. J. Bot. 1969. Vol. 17. N 3. P. 553—564. — McKnight T. Efficiency of isolates of *Rhizobium* in the cowpea group, with proposed additions in these group // Queensl. J. Agr. Sci. 1949. Vol. 6. N 2. P. 61—76. — Morrison N.A., Trinick M.J., Rolfe B.G. Comparison of the host range of fast-growing *R. japonicum* strains with a fastgrowing isolate from *Lablab* // Plant and Soil. 1986. Vol. 92. N 2. P. 313—317. — Norris D.O. A red strain of *Rhizobium* from *Lotononis bainesii* Baker // Austral. J. Agr. Res. 1958. Vol. 9. N 5. P. 629—632. — Nutman P.S. Improving nitrogen fixation in legumes by plant breeding; the relevance of host selection experiments in red clover (*Trifolium pratense* L.) and subterranean clover (*T. subterraneum* L.) // Plant and Soil. 1984. Vol. 82. N 3. P. 285—301. — Palacios G., Bari A. The physiology of Indian nodule bacteria // Proc. Indian. Acad. Sci. 1936. Vol. 3. N 1-6. P. 334—361. — Parker R.N. *Leguminosae* and root-nodules // Indian. Forest. 1933. Vol. 59. N 3. P. 232—239. — Parker C.A., Oakley A.E. Nodule bacteria for two species of *Sesadella* — *Ornithopus sativus* and *Ornithopus campestris* // Austral. J. Exp. Agr. Anim. Husb. 1963. Vol. 3. N 8. P. 9—10. — Proctor M.H. Cross-inoculation group relationships of *Galega officinalis* // New Zel. J. Bot. 1963. Vol. 1. N 4. P. 419—425. — Pueppke S.G., Freund T.G., Schulz B.C., Frideman H.P. Interactions of lectins from soybean and peanut with rhizobia that nodulated soybean, peanut and both plants // Canad. J. Microbiol. 1980. Vol. 26. N 12. P. 1489—1497. — Raju M.S. Studies of the bacterial-plant groups of cowpea, cicer and *Dhaincha*. 1. Classification // Zblt. Bakt. 1936. Vol. 94. N 14. P. 249—262. — Saubert S. Strain variation and host specificity of *Rhizobium. R.leguminosarum* // South. Afr. J. Agr. Sci. 1958. Vol. 1. N 4. P. 451—455. — Sears O.H., Carrol W.R. Cross inoculation with cowpea and soybean nodule bacteria // Soil Sci. 1927. Vol. 24. N 6. P. 413—419. — Sears O.H., Clark F.M. Non-reciprocal cross-inoculation of legume nodule bacteria // Soil Sci. 1930. Vol. 30. N 2. P. 237—242. — Shoushtari N.H., Pepper I.L. Mesquite rhizobia isolated from the Sonoran desert: physiology and effectiveness // Soil Biol. Biochem. 1985. Vol. 17. N 6. P. 797—802. —

Simon J. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Wurzelbakterien // Zblt. Bakt. 1914. Vol. 41. N 1-8. P. 470—480. — Stanley J., Cervantes E. Biology and genetics of the broad host range *Rhizobium* sp. NGR234 // J. Appl. Bact. 1991. Vol. 70. N 1. P. 9—19. — Stowers M.D., Eaglesham A.R. Physiological and symbiotic characteristics of fast-growing *Rhizobium japonicum* // Plant and Soil. 1984. Vol. 77. N 1. P. 3—14. — Tang M., Tamayo E.V., Marques B. Estudio de la accion de siete cepas de *Rhizobium* sobre cuatro *Leguminosae* // Pastos y forrajes. 1982. Vol. 5. N 2. P. 159—170. — Trinick M.J. *Medicago sativa* nodulation with *Leucaena leucocephala* root-nodule bacteria // Austral. J. Sci. 1965. Vol. 27. N 9. P. 263—264. — Trinick M.J. Nodulation of tropical legumes. 1. Specificity of the *Rhizobium* symbiosis of *Leucaena leucocephala* // Exp. Agr. 1968. Vol. 4. N 3. P. 243—253. — Trinick M.J. Relationships amongst the fast-growing rhizobia of *Lablab purpureus*, *Leucaena leucocephala*, *Mimosa* spp.; *Acacia farnesiana* and *Sesbania grandiflora* and their affinities with other rhizobial groups // J. Appl. Bact. 1980. Vol. 49. N 1. P. 39—53. — Trinick M.J., Galbraith J. The *Rhizobium* requirements of the non-legume *Parasponia* in relationship to the cross-inoculation group concept of legumes // New Phytol. 1980. Vol. 86. N 1. P. 17—26. — Vest G. Rj₃ — a gene conditioning ineffective nodulation in soybean // Crop. Sci. 1970. Vol. 10. N 1. P. 34—35. — Vest G., Caldwell B.E. Rj₄ — a gene conditioning ineffective nodulation in soybeans // Crop. Sci. 1972. Vol. 12. N 8. P. 692—694. — Vincent J.M. The root-nodule bacteria as factors in clover establishment in the red basaltic soils of the Lismore district, New South Wales. 1. A survey of «native» strains // Austral. J. Agr. Res. 1954. Vol. 5. N 1. P. 55—60. — Vincent J.M. Australian studies of the root-nodule bacteria. A review // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1962. Vol. 87. N 1. P. 8—38. — Walker R.H., Brown P.E. The nomenclature of the cowpea group of root-nodule bacteria // Soil Sci. 1935. Vol. 39. N 3. P. 221—225. — Walsh J.F., Bezdicsek D.F., Davis A.M., Hoffman D.L. Nitrogen fixation capabilities of plant introduction accessions of pasture and range forage legumes // Agron. J. 1983. Vol. 75. N 3. P. 474—478. — Whiting A.L., Fred E.B., Helz G.E. A study of the root-nodule bacteria of wood's clover (*Dalea alopecuroides*) // Soil Sci. 1926. Vol. 22. N 6. P. 267—271. — Wilson J.K. Over five hundred reasons for abandoning cross-inoculation groups of the legumes // Soil Sci. 1944. Vol. 58. N 1. P. 61—69.

Научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной микробиологии
Санкт-Петербург

Получено 3 II 1992

SUMMARY

Specificity of legumes in relation to nodule formation upon inoculation by rhizobial strains of different origin correlates with taxonomic division of the family. Similarity in this character in the species of the same genus is higher than in the species of different genera or tribes. At the same time specificity of formation of effective symbiosis is not related to the taxonomy of legumes. The data presented points to the higher rate of evolution of the ability to form effective symbiosis than that of the ability to form nodules with particular rhizobial strains.

УДК 582.26 : 631.4

© 1992

Э. А. Штина, В. М. Андреева, Т. И. Кузякина

ЗАСЕЛЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЯМИ ВУЛКАНИЧЕСКИХ СУБСТРАТОВ

E. A. SHTINA, V. M. ANDREYEVA, T. I. KUSJAKINA. ALGAL COLONIZATION OF VOLCANIC SUBSTRATA

Приведены обзор основных литературных материалов о роли водорослей в заселении вулканических выбросов и сводка собственных исследований о развитии водорослей на шлаках и пеплах вулканов Курило-Камчатского вулканического пояса. Обнаружено 74 вида водорослей, в том числе синезеленых — 18, зеленых — 34, желтозеленых — 17, диатомовых — 5. Во всех случаях первопоселенцами были одноклеточные зеленые водоросли — обычные почвенные водоросли, заносимые ветром. Вместе с тем через 5 лет после извержения вулкана Тятя отмечено сохранение живых зачатков водорослей в погребенной почве под слоем пепла 110—120 см («реликтовая альгофлора»).

Многообразие антропогенных нарушений растительного и почвенного покрова Земли резко усилило интерес к процессам первичного почвообразования и восстановления растительности. Одним из примеров сингенеза растительности является биологическое освоение вулканических выбросов. Среди пионеров освоения пеплов и шлаков после извержения вулканов заметную роль, по-видимому, играют водоросли, которые встречаются как первопоселенцы на различных безжизненных субстратах естественного или антропогенного происхождения.

Стали хрестоматийными данные М. Treub о заселении вулканических субстратов: в 1886 г., через 3 года после извержения вулкана (1883 г.), полностью уничтожившего растительность на о-ве Кракатау, автор нашел мощные пленки 6 видов синезеленых водорослей (Treub, 1888; цит. по: Голлербах, Штина, 1969). С тех пор долгое время существовала гипотеза относительно особой роли *Suaephryta* в восстановлении растительности на вулканических пеплах, что нашло отражение и в отечественной литературе (Кузякина, 1979; Мархинин, 1980). Однако в последние годы появились и другие данные.

В ноябре 1963 г. у южного побережья Исландии в результате извержения подводного вулкана возник остров [Суртсей (Surtsey)]. Через 3.5 года площадь острова достигла 2.5 км². С 1968 г. о-в Суртсей стал местом проведения комплексных исследований экогенеза на стерильном субстрате. С первых этапов в работу включились альгологи. Вулкан действовал до середины 1966 г., пробы грунта для выявления водорослей были впервые взяты в 1968 г. Заселению остывающих вулканических продуктов мешали недостаток воды, подвижность пепла и токсичность составных частей пепла и лавы. Поэтому колонизация наземных (исключая прибрежные) участков началась с небольших «оазисов»: у выходов паров из щелей и мелких кратеров, у временных луж и в провальных ложбинах. После извержения образовался, как пишет G.H.Schwabe (1970), «биотический вакуум» — стерильные поствулканические воды и новые вулканические территории. Уже в первый год после охлаждения лавы началось ее заселение, включающее в себя 3 фазы экогенеза (Schwabe, 1971). Начало активного заселения автор назвал «биотизированием» (Biotisierung) субстрата. Пионерные организмы характеризовались коротким жизненным циклом и способностью к

криптобиозу. К ним относились водоросли, бактерии, мхи с медленным ростом (Schwabe, 1970). В 212 культурах из образцов, собранных в июне 1968 г., выделено 102 вида водорослей, в том числе диатомовых — 71 (среди которых много водных форм), зеленых — 16, желтозеленых — 2, синезеленых — 8, эвгленовых — 1 (Behre, Schwabe, 1970). В 1969—1970 гг. увеличилось количество видов и возросла численность водорослей: летом 1969 г. она варьировала в пределах от 10 экз. (*Nostoc muscorum*) до 20 тыс. экз. (зеленые) в 1 г субстрата. Таким образом, с 1969 г. начался «диффузный экогенез» (Schwabe, 1970).

Занос водорослей на остров происходил преимущественно путем анемохории (Luftplankton; по: Schwabe, 1970), что обусловило преобладание мелких форм.

Отмечены следующие особенности видового состава водорослей о-ва Суртсей (Behre, Schwabe, 1970): 1) мелкие и мельчайшие (kleiner und kleinster) формы; 2) преобладание водорослей, типичных для почв Исландии; 3) полное отсутствие галофильных форм; 4) наличие термофильных видов; 5) развитие подвижных форм (например, *Chlamydomonas*). Приведено также (Schwabe, Behre, 1971) большое количество редких и не поддающихся идентификации видов.

Вопрос о роли синезеленых водорослей, особенно азотфиксаторов, в заселении о-ва Суртсей специально обсуждался в ряде работ. На первых этапах экогенеза синезеленые составили 10 % видового разнообразия и доминировали только вблизи горячих потоков (Schwabe, 1972).

В 1968 г. был встречен один вид азотфиксаторов — *Anabaena variabilis* Kütz., а в 1969 г. появилось 3 вида *Nostoc* Vauch. (Henriksson et al., 1972). T.D.Brock (1973) считал, что в первичном заселении о-ва Суртсей синезеленые не имели большого значения: из 36 изученных образцов в 14 преобладали мхи, в 5 — лишайники, в 18 — коккоидные зеленые водоросли, в 2 — синезеленые, связанные с мхами. Заслуживает внимание вывод автора, что синезеленые не так легко адаптируются к условиям среды, как это представляется альгологам. С ходом экогенеза разнообразие синезеленых увеличивается: в 1972 г. азотфиксирующие виды обнаружены в 7 образцах из 27 (Henriksson, Henriksson, 1974). Дальнейшие исследования (Henriksson, Rodgers, 1978; Henriksson et al., 1989) показали, что численность синезеленых возросла и достигла 160 тыс. клеток в 1 г субстрата. В результате дважды параллельно проведенного определения биологической азотфиксации *in situ* подтвердилась их роль в накоплении азота. Таким образом, в условиях умеренного климата синезеленые не являются первопоселенцами, а лишь постепенно завоевывают себе место на зарастающих вулканических субстратах.

Другим примером комплексного изучения вулканов служит колонизация водорослями пепла, выпавшего при извержении вулкана на горе Св.Елены (Сент-Хеленс) в штате Вашингтон в мае 1980 г. В степных сообществах на слое пепла интенсивно развивались водоросли, преимущественно зеленые и желтозеленые (Rayburn et al., 1982a,b). Численность клеток достигала 10^8 в 1 г сухого пепла и часто превосходила показатели исходной почвы. Особенно много водорослей было обнаружено на дорожках полевой мыши. Синезеленые встречались редко, и авторы справедливо опровергли гипотезу о *Cyanophyta* как о пионерах заселения вулканического пепла. Высказывалось предположение, что организмы, первыми вышедшие на сушу, возможно, близки к организмам, поселяющимся на вулканическом пепле.

В нашей стране изучение водорослей на территориях, подверженных действию современного вулканизма, проведено впервые. Оно было связано с созданием Лаборатории связи вулканизма и биологии в Институте вулканологии ДВНЦ АН СССР под руководством Е.К.Мархинина.

Задачей нашего исследования было выяснение последовательности поселения водорослей на различных участках территорий, засыпанных вулканическими выбросами, в связи с рассмотрением вопроса о роли водорослей в биологическом освоении вулканических субстратов.

Отбор и описание проб проведены Е. К. Мархониным и Т. И. Кузякиной, определение гетеротрофной микрофлоры — Т. И. Кузякиной, определение водорослей — Э. А. Штиной и В. М. Андреевой.

Материал и методика

Исследование альгофлоры вулканических пеплов проведено на вулканах Курило-Камчатского вулканического пояса.

1. Вулкан Тятя (о-в Кунашир, Курильские о-ва), извержение 1973 г.

2. Вулканы Головина и Менделеева (о-в Кунашир) в поствулканической деятельности.

3. Вулкан Толбачик (один из вулканов Ключевской группы, Камчатка), извержения 1975—1976 гг.

Основной объект наблюдений — пепловые и шлаковые поля, образовавшиеся при извержении вулкана Тятя в июле 1973 г. Вулкан Тятя (абс. высота 1822 м) извергался в 1812 г.; после периода покоя в 1973 г. началось сильное взрывное извержение, продолжавшееся с 14 по 28 июля. В основном действовал новый побочный кратер Отважный, сложенный горячим шлаком. Основное количество шлака и пепла выпало на площади длиной 23 и шириной 3 км (Мархинин, 1980).

На склоне вулкана Тятя в направлении от кратера Отважный к побережью Тихого океана были заложены постоянные площадки, где с 1973 г. периодически отбирались пробы.

Вулкан Головина — самый южный в дуге Больших Курильских о-вов — прошел сложный путь развития, закончившийся формированием кальдеры. В центре кальдеры расположены два современных кратера, проявляющие активную сольфатарную деятельность, в результате которой полностью погибает растительность в радиусе их действия. Горячие кислые пары и горячие воды, содержащие серную и соляную кислоты, со временем превращают вулканические горные породы в глиноподобные, пропитанные кислотами массы и образуют вторичные минералы (Мархинин, 1980).

Пробы взяты в 1983 и 1988 г. на сольфатарном поле без растительности, где порода содержит много серы; на участках сольфатарного поля, покрытых шикшей *Empetrum nigrum* L.; на краях сольфатарного поля под кедровым стлаником *Pinus pumila* (Pall.) Regel и бамбучником *Sasa sachalinensis* Makino et Nakai; на террасе оз. Кипящее под бамбучником.

Вулкан Менделеева расположен несколько севернее. Его сольфатарное поле содержит активные фумаролы. Пробы взяты на сольфатарном поле, состоящем из пород с большим содержанием серы, в том числе с поверхности серного бугра.

Большое трещинное толбачинское извержение (БТТИ) произошло в районе Плоского Толбачика — одного из вулканов Ключевской группы на Камчатке — в период с 6 июня по 10 сентября 1975 г. и с 18 сентября 1975 г. по декабрь 1976 г. Объем продуктов извержения составил 2 км³ (Мархинин, 1980). Для извержения вулкана Толбачик характерны образование нескольких шлаковых конусов на высоте 880—980 м над ур.м., сильные взрывы, мощный, высотой в несколько километров, пеплово-шлаково-газовый столб, выбрасывающий крупные бомбы, излияние потоков глыбовой лавы, резкое преобладание пирокластов над лавами. Пеплово-шлаковый материал вулкана Толбачик был значительно грубее, чем материал извержения вулкана Тятя (Мархинин, 1980). Растительность была повреждена в зоне диаметром 20—25 км, площадью более 40 км² (Сидельников, Шафрановский, 1981). Пробы шлака и пепла из БТТИ собраны в сентябре 1981 г. с подножия 3-го конуса (шлак и пепел без растительности) и в 1985 г. с Северного прорыва в районе горы Высокой (на пеплах без растительности, в

сухом лесу, засыпанном пеплом, и на мелкозем, зарастающем пионерными растениями).

Обнаружение водорослей проводили культуральными методами: 1—2 г шлака вносили в стерильные водные среды в колбы Эрленмейера. Использовали и чашечные культуры: шлак помещали в чашки Петри, периодически увлажняли водой и выдерживали на свету. Во всех культурах, кроме водорослей, проверяли наличие грибов, бактерий, простейших, протонемы мхов и заростков папоротников. Все культуры выдерживали на свету в течение 10—12 мес и регулярно просматривали. В ряде случаев для идентификации выделяли альгологически чистые культуры.

При сравнении роста водорослей на разных средах получены такие результаты (на примере пробы почвы, погребенной под пеплом вулкана Тятя): на среде Громова выявлено 8 видов водорослей, на среде Данилова — 10, на почвенной вытяжке — 4, на вытяжке из шлака — 12, на поверхности шлака — 3. Протонема развивалась во всех видах культур.

Результаты и обсуждение

Вулкан Тятя

Как было показано в первых наших исследованиях, относящихся к вулкану Тятя (Кузякина, Штина, 1981; Штина, Кузякина, 1985), после погребения почв под вулканическими выбросами образуется своеобразная вулканическая пустыня. Свежевыпавшие пеплы, отобранные в период извержения вулкана Тятя, были стерильными. Просмотр суспензии пеплов под микроскопом в проходящем свете и поиск микроорганизмов при использовании электронного и люминесцентного микроскопов дали отрицательный результат для всех образцов пеплов. Было показано, что свежевыпавшие пеплы не токсичны для микроорганизмов (Кузякина, 1983).

Альгофлора исследована в кратере и на стационарных площадках в течение 1978—1983 гг. Самым интересным местообитанием водорослей оказался кратер Отважный. На дне и на кромке кратера в 1978 г. обнаружено только 4 вида одноклеточных зеленых водорослей. Но уже в 1980 г. с кромки кратера в месте выхода паров с температурой 50—70° выделено 6 видов, в том числе 4 вида синезеленых. Из них наиболее интересной была находка азотфиксирующей синезеленой водоросли *Mastigocladus laminosus* Cohn — типичного обитателя термальных вод, впервые встреченного на суше. [Правда, почти одновременно этот организм найден на грунте, прогреваемом паром до 60°, на активном вулкане горы Эребус в Антарктиде (Broady, 1984)]. В 1981 г. на кромке кратера вулкана оказалось 7 видов водорослей, в том числе виды *Nostoc*; в шлаке у подножия кратера было обнаружено 4 вида зеленых и желтозеленых водорослей. В 1983 г. видовое разнообразие водорослей возросло: на дне кратера Отважный найдено 8 видов, включая *Mastigocladus laminosus*, на кромке — 12, в том числе 2 вида *Nostoc*. *Mastigocladus laminosus* здесь встречался только на мхах. На 5 постоянных площадках поселение водорослей происходило следующим образом.

Шлаковое поле без растительности у подножия кратера (площадка 1) даже в 1980 г. еще не было заселено водорослями. Из проб, взятых на глубинах 0—10 и 10—20 см, в культуральной среде и на стеклах обростания развились только бактерии, дрожжи и актиномицеты.

В сожженном пепловой тучей «сухом» лесу (площадка 2) в 1978 г. на глубине шлака и пепла 0—10 см обнаружено 5 видов одноклеточных зеленых, в 1980 г., кроме того, появились одна желтозеленая водоросль и одна синезеленая *Nostoc muscorum*. Наблюдения 1983 г. не дали ничего нового.

ТАБЛИЦА 1

Стратификация водорослей в хвойном лесу, засыпанном вулканическим пеплом (вулкан Тятя)

Глубина, см	Число видов водорослей				
	синезеленых	зеленых	желтозеленых	диатомовых	всего

1978 год

0—10	1	5	1	—	7
50—60	—	5	1	—	6
110—120 (погребенная почва)	8	10	9	1	28

1980 год

Подстилка	2	12	3	—	17
5—9	—	7	1	—	8
20—30	—	—	—	—	—
60 (погребенная почва)	—	3	1	1	5

Примечание. В 1978 г. подстилка была засыпана пеплом и при отборе пробы смешана со слоем 0—10 см.

В «живом», засыпанном пеплом лесу (площадка 3 в 2 км и площадка 4 в 5 км от сухого леса и в 1 км от берега Тихого океана), где преобладают ель и пихта с примесью широколиственных пород и лиановых, а в подлеске — бамбучок сахалинский *Sasa sachalinensis*, водоросли были обнаружены при первом же наблюдении в 1978 г. Тогда же была выявлена и интересная стратификация водорослей (табл. 1).

Как видно из табл. 1, наибольшее разнообразие водорослей, как и бактериальных форм, обнаружено в погребенной почве. Этим еще раз подтверждается способность почвенных водорослей сохранять жизнеспособность в глубоких слоях почвы даже после термического воздействия в момент извержения вулкана. Очевидно, здесь сохранилась автохтонная альгофлора, подобная «реликтовой микрофлоре» погребенной почвы (Тен Хак Мун, Пименов, 1983).

Интересно, что, кроме водорослей, сохранились споры мхов, давшие в культурах интенсивное разрастание протонемы. В 1980 г. произошло довольно интенсивное заселение лесной подстилки главным образом зелеными водорослями. Однако и в 1980 г. в погребенной почве сохранилось больше видов, чем в нижних слоях пепла (табл. 1).

На площадке 5, занятой крупнотравьем, наблюдалась сходная картина распределения водорослей в профиле пепловых отложений и почвы. В 1980 г. в опаде и на глубине 3—10 см встречено 9 и 12 видов соответственно, на глубине 15—20 см (нижний слой пепла) — 1, а в погребенной почве на глубине более 30 см — 11.

Пепловое плато без растений в 1980 г. было заселено водорослями более или менее равномерно до глубины 15 см, где находилась погребенная почва.

Всего в пеплах, шлаках и погребенных почвах вулкана Тятя обнаружено 64 вида водорослей, в том числе зеленых — 28, желтозеленых — 16, синезеленых — 17, диатомовых — 3. Наиболее распространенными оказались виды *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Myrmecia*, *Bracteacoccus minor*, а начиная с 1980 г. — *Pseudococcomyxa simplex*. Следует отметить, что некоторые виды встречены только в погребенной почве: их оказалось 14, в том числе синезеленых — 6, зеленых — 1, желтозеленых — 6, диатомовых — 1.

Почвы и породы сольфатарных полей вулкана Головина, исследованные в 1983 и 1988 г., оказались очень бедны водорослями. Очевидно, это связано с низким рН (даже в культуральных средах рН снижался после инокуляции до 4.0 и ниже). Встречены только зеленые и желтозеленые водоросли — всего 13 видов. Преобладали виды *Chlamydomonas*, *Myrmecia*, *Mychonaster homosphaera*, *Pseudococcomyxa simplex*. Ни разу не встречен обычный *Bracteacoccus minor*. В ряде проб обнаружен вид *Planktosphaeria botryoidea*, редкий в других местах. Многие пробы вообще не содержали водорослей. Породы сольфатарных полей бедны и бактериями, встречались лишь бациллярные формы.

Вулкан Менделеева

Почвы и породы исследованного в 1983 г. вулкана Менделеева показали почти полное отсутствие водорослей. На поверхности породы и серного бугра найдены только обильные гифы грибов и скопления бактерий. Только в пробах, взятых из-под кедрового стланика на краю сольфатарного поля, выявлены в культурах одиночные зеленые клетки предположительно 2 видов в деформированном и неопределяемом состоянии.

Большое трещинное толбачинское извержение

На вулканических выбросах, образовавшихся после этого извержения, тоже обнаружены в основном зеленые и желтозеленые водоросли, изредка — некоторые диатомовые и лишь однажды — *Nostoc* sp. В 1981 г. обследованы шлаки и пеплы вблизи подножия вулкана, в которых обнаружено всего 12 видов, преобладали *Mychonaster homosphaera*, *Bracteacoccus minor*, *Pseudococcomyxa simplex*. В 1985 г., когда анализировались пробы, взятые на склоне горы Высокой у Северного прорыва, список увеличился до 20 видов. К числу наиболее распространенных добавились *Myrmecia bisecta* и *Stichococcus minor*.

Освоение бесплодных пеплов БТТИ и развитие микробиоценозов шло по почвенному типу, как и на вулкане Тятя. Однако более грубый грунт и наличие серных отложений БТТИ, по-видимому, ограничивают развитие водорослей. Такое заключение сделано на основе исследованных проб, взятых из 2-го конуса. Всего в окр. БТТИ выделено 20 видов водорослей, в том числе зеленых — 14, желтозеленых — 2, диатомовых — 3, синезеленых — 1.

Мы провели сравнение развития водорослей в пеплах и шлаках разных вулканов по соотношению числа проб, в которых обнаружены водоросли, и общего количества обработанных проб (табл. 2).

В результате исследования 4 вулканов (87 проб) обнаружено 74 вида водорослей, в том числе зеленых — 34, синезеленых — 18, желтозеленых — 17, диатомовых — 5 (табл. 3). Как и в исследованиях на о-ве Суртсей, некоторые обнаруженные нами водоросли не удалось идентифицировать до вида.

ТАБЛИЦА 2

Распространение водорослей в вулканических выбросах и измененных породах сольфатарных полей

Вулканы	Число обработанных проб	Пробы, в которых обнаружены водоросли, %	Число видов водорослей
Тятя	32	78	64
Головина	15	66	13
Менделеева	4	50	2
БТТИ	26	54	20

ТАБЛИЦА 3

Список водорослей, обнаруженных в вулканических выбросах

Водоросли	Вулканы				Головина	БТТИ
	Тяга					
	в кратере и на кром- ке кратера	на площад- ках 1—5	в погребен- ной почве			
<i>Cyanophyta</i>						
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.	+					
<i>Microcystis muscicola</i> (Me- negh.) Elenk.	+	+				
<i>Aphanothece castagnei</i> (Bréb.) Rabenh.	+					
<i>Mastigocladus laminosus</i> Cohn	+			+		
<i>Nostoc gelatinosum</i> Schousb.				+		
<i>N. humifusum</i> Carm.	+	+				
<i>N. muscorum</i> Ag.	+	+		+		
<i>Nostoc</i> sp.						+
<i>Pseudanabaena crassa</i> Vozzhen.				+		
<i>P. papillaterminatum</i> (Kissel.) Kukk		+				
<i>Oscillatoria amphibia</i> Ag.				+		
<i>O. geminata</i> (Menegh.) Gom.	+					
<i>f. sulphurea</i> (Stesz.) Elenk.						
<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.				+		
<i>Ph. tenuissimum</i> Woronich.				+		
<i>Phormidium</i> sp.				+		
<i>Plectonema gracillimum</i> (Zopf) Hansg.	+			+		
<i>P. nostocorum</i> Born.	+					
<i>Plectonema</i> sp.		+				
<i>Chlorophyta</i>						
<i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch.		+				
<i>Ch. lobulata</i> Ettl*	+					
<i>Ch. moewusii</i> Gerloff					+	
<i>Ch. terrestris</i> Boye-Pet.		+				
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	+		+		+
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chod.) Petrová	+	+		+		+
<i>B. aggregatus</i> Tereg		+				
<i>Chlorella mirabilis</i> V. Andr.		+				
<i>Ch. sacharophila</i> (Krüger) Mi- gula		+				
<i>Ch. vulgaris</i> Beijer.		+				+
<i>Chlorococcum acidum</i> Archib. et Bold		+				
<i>Ch. oleofaciens</i> Train. et Bold		+				
<i>Ch. pinguideum</i> Arce et Bold						+
<i>Chlorococcum</i> sp.sp.		+		+		+
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i> (Naum.) Kom. et Perm.				+		
<i>Macrochloris dissecta</i> Korsch.		+				
<i>Mychonaster homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punč.		+		+	+	+
<i>Myrmecia bisecta</i> Reissig		+		+	+	+
<i>Myrmecia</i> sp.		+			+	+
<i>Neochloris cohaerens</i> Groover et Bold					+	

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Водоросли	Вулканы				
	Тяга			Головина	БТИ
	в кратере и на кром- ке кратера	на площад- ках 1—5	в погребен- ной почве		
<i>Planktosphaeria botryoides</i> Herndon				+	+
<i>Pseudochlorococcum typicum</i> Archib.					+
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott		+	+	+	+
<i>Radiosphaera sphaerica</i> (Korsch.) Fott		+			
<i>Scotiellopsis rubescens</i> Vinatzer					+
<i>Spongiochloris spongiosa</i> Starr		+			
<i>Chlorococcales</i> gen.sp.		+	+	+	
<i>Tetracystis</i> sp.		+			
<i>Chlorosarcinales</i> gen.sp.		+		+	
<i>Chlorhormidium flaccidum</i> (Kütz.) Fott var <i>nitens</i> Menegh.		+	+	+	+
<i>Leptosira terricola</i> (Bristol) Printz			+		
<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.s.str		+			
<i>S.minor</i> Näg.s.str.	+			+	+
<i>S.variabilis</i> G. et G.S. West	+				
<i>Xanthophyta</i>					
<i>Botryochloris simplex</i> Pasch.	+				
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	+	+	+		
<i>Botrydiopsis</i> sp.			+		
<i>Bumilleriopsis</i> sp.	+				
<i>Characiopsis acuta</i> (A.Br.) Borzi			+		
<i>Ch.minuta</i> (A.Br.) Lemm.			+		
<i>Ch.saccata</i> Carter			+		
<i>Ellipsoidion regulare</i> Pasch.					+
<i>E.stellatum</i> Ettl	+				
<i>Ellipsoidion</i> sp.			+	+	
<i>Monallanthus brevicylindrus</i> Pasch.			+		
<i>Monodus subterranea</i> Boye-Pet.	+		+	+	
<i>Pleurochloris magna</i> Boye-Pet.	+	+	+		
<i>P.commutata</i> Pasch.		+			
<i>Pleurochloris</i> sp.	+				+
<i>Polyedriella helvetica</i> Visch. et Pasch.	+	+			
<i>Heterothrix exilis</i> (Klebs) Pasch.		+			
<i>Bacillariophyta</i>					
<i>Navicula minuscula</i> Grun.		+			
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.					+
<i>Pinnularia</i> sp.			+		
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W.Sm.					+
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.			+		+

Примечание. *Определение И.Ю.Костикова. **Определение Т.В.Догадиной.

Таким образом, несмотря на неблагоприятные для роста растений свойства вулканического пепла, водоросли заселяют его и становятся одним из источников органического вещества при формировании примитивных экосистем. Одновременно с водорослями развиваются микрофлора и микрофауна, в частности амёбы. Экогенез на вулканическом пепле сходен с соответствующими процессами на шламовых отвалах. Описанный здесь этап соответствует этапу аэрофитона, источником которого являются диаспоры, заносимые из воздуха.

Для альгофлоры изученных нами вулканических шлаков и пеплов характерны следующие черты: 1) преобладание мелких одноклеточных форм, в том числе видов *Chlamydomonas* и других зеленых; 2) относительно небольшое видовое разнообразие в каждой пробе; 3) доминирующие виды зеленых и желтозеленых водорослей — широко распространенные почвенные формы, участвующие также в зарастании техногенных субстратов; 4) высокая устойчивость первопоселенцев на вулканических пеплах к высыханию и, очевидно, способность переносить состояние криптобиоза (многие виды ацидотолерантны); 5) появление уродливых клеток при росте водорослей в культурах и образование во многих клетках слизистых капсул; 6) мелкие размеры водорослей всех видов, особенно диатомовых.

Можно отметить и некоторые особенности распределения водорослей в пеплах. Так, почти всегда в освоении поверхностного слоя пепла участвуют *Bracteacoccus minor* и *Pseudococcomyxa simplex*. С увеличением глубины количество водорослей в пепле уменьшается, т.е. его заселение идет с поверхности за счет клеток, занесенных из воздуха. Вместе с тем долго сохраняется «реликтовая альгофлора» в погребенной почве на глубинах 60 и даже 110—120 см. Синезеленые встречаются только в некоторых биотопах вулкана Тятя, особенно на дне и на кромке кратера Отважный, т.е. на участках, испытывающих влияние горячих паров.

Наши данные имеют много сходного с материалами по о-ву Суртсей и вулкану Сент-Хеленс. Подтверждается вывод о ведущей роли зеленых водорослей в зарастании пеплов и шлаков. Миф о пионерной роли синезеленых в освоении наземных субстратов (вулканических или антропогенных) основан либо на недостаточной изученности первых этапов экогенеза, либо на неправомерном переносе выводов, полученных в тропиках, на другие географические зоны. В умеренном поясе Земли, по наблюдениям на севере Европы, в США и на Дальнем Востоке, первопоселенцами на вулканических пеплах являются зеленые и сопутствующие им некоторые желтозеленые водоросли. В отличие от свежих вулканических отложений, заселяемых прежде всего зелеными, на старых шлаковых почвах и на полях с термальными проявлениями основу альгосинузий составляют синезеленые (Перминова и др., 1985).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — Кузякина Т.И. Особенности формирования микробиоценоза в пеплах вулкана Тятя извержения 1973 г. // Тез. докл. XIV Тихоокеанск. науч. конгр. Хабаровск, 1979. Ком. С, Ком. Д. С. 64. — Кузякина Т.И. Микробиологические исследования пеплов, отобранных во время извержения вулканов // Вулканология и сейсмология. 1983. № 2. С. 92. — Кузякина Т.И., Штина Э.А. Колонизация вулканических пеплов микроорганизмами // Тез. докл. VI Делегатск. съезда Всесоюз. о-ва почвоведов. Тбилиси, 1981. Кн. 2. С. 148. — Мархинин Е.К. Вулканы и жизнь (Проблемы вулканологии). М.: Мысль, 1980. 196 с. — Перминова Г.Н., Науменко А.Т., Мосолов В.И. Почвенные водоросли участков с проявлением вулканизма на территории Кроноцкого заповедника // Вулканизм и связанные с ним процессы. Вып. 3. Тез. докл. VI Всесоюз. вулканол. совещ. Петропавловск-Камчатский, 1985. С. 254—255. — Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. Влияние извержения вулкана Толбачик 1975—1976 гг. (Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине

и Камчатке. Владивосток, 1981. С. 107—144. — *Тен Хак Мун, Пименов Е.П.* Значение адсорбции в профильном распределении микроорганизмов в вулканических пеплах // Почвоведение. 1983. № 3. С. 86. — *Штина Э.А., Кузякина Т.И.* Водоросли как первопоселенцы на вулканических пеплах // Вулканизм и связанные с ним процессы. Тез. докл. VI Всесоюз. вулканологич. совещ. Петропавловск-Камчатский, 1985. С. 267—269. — *Behre K., Schwabe G.H.* Auf Surtsey / Island in Sommer 1968 nachgewiesene nicht marine Algen (über die natürliche Frühbesiedlung postvulkanischer Substrate oberhalb des Litorals) // Schrift. Naturwiss. Vereins für Schleswig-Holstein. Kiel, 1970. Sonderband. S. 31—100. — *Broady P.A.* Taxonomic and ecological investigations of algae of stream-warmed soil on Mt Erebus, Ross Island, Antarctica // Phycologia. 1984. Vol. 23. N 3. P. 257—271. — *Brock T.D.* Primary colonization of Surtsey, with special reference to the blue-green algae // Oikos. 1973. Vol. 24. N 2. P. 239—243. — *Henriksson L., Henriksson E.* Studies in the nitrogen cycle of Surtsey in 1972 // Surtsey research progress report. VII. Reykjavik, 1974. P. 36—44. — *Henriksson E., Henriksson L.E., Rejler B.* Nitrogen fixation by blue-green algae on the island of Surtsey, Iceland // Surtsey research progress report. VI. Reykjavik, 1972. P. 66—68. — *Henriksson E., Henriksson L.E., Skujins J.* Succession of dinitrogen-fixing terrestrial cyanobacteria on the volcanic island Surtsey, Iceland // Phycos. 1989. Vol. 28. N 1-2. P. 9—17. — *Henriksson L.E., Rodgers G.A.* Further studies in the nitrogen cycle // Surtsey research progress report. VIII. Reykjavik, 1978. P. 30—40. — *Rayburn W.R., Mack R.N., Metting B.* Conspicuous algal colonization of the ash from mount St.Helens // J. Phycol. 1982a. Vol. 18. N 4. P. 537—543. — *Rayburn W.R., Mack R.N., Metting B.* Conspicuous algal colonization of the ash from mount St.Helens // First Intern. Phycol. Congr. St. John's Newfoundland, Canada, Aug. 8—14, 1982b. Sci. Progr. and Abstr. 40a. — *Schwabe G.H.* Zur Ökogenese auf Surtsey // Schrift. Naturwiss. Vereins für Schleswig-Holstein. Kiel, 1970. Sonderband. S. 101—120. — *Schwabe G.H.* Die Ökogenese im terrestrischen Bereich postvulkanischer Substrate Schematische Übersicht bisheriger Befunde auf Surtsey (Island) // Petermanns geogr. Mitt. 1971. H. 4. S. 268—273. — *Schwabe G.H.* Blue-green algae as pioneers of postvolcanic substrate. Surtsey Iceland // Proc. Symp. Taxonomy and biology of blue-green algae. Madras, 1972. P. 419—424. — *Schwabe G.H., Behre K.* Ökogenese der Insel Surtsey 1968 bis 1970 // Naturwiss. Rundschau. 1971. Bd 24. H. 12. S. 513—519.

Кировский сельскохозяйственный институт
Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт вулканологии ДВО РАН
Владивосток

Получено 4 IX 1991

SUMMARY

The review of the principal literature concerning algal colonization of volcanic substrata and the results of our own investigation devoted to the development of algae in slags and ashes of the volcanoes of the Kamchatka and the Kuril Islands are presented. In all, 74 species of algae have been discovered, including 18 species of the blue-green, 34 — green, 17 — yellow-green and 5 of the diatoms. In all cases, the pioneering group consisted of the ordinary, soil unicellular green algae, carried by the wind. It is interesting to note that even in five years after the Tyatya volcano eruption, one could find living algae in the buried soils under the ash of 110—120 cm thick («relic algoflora»).

УДК 582.912.42

© 1992

М. Т. Мазуренко, Д. Б. Джобава

ЭТАПЫ МОРФОГЕНЕЗА *CASTANEA SATIVA* (FAGACEAE)
В ГОРАХ АДЖАРИИM. T. MAZURENKO, D. B. DZHOBAVA. THE STAGES OF MORPHOGENESIS OF *CASTANEA SATIVA* (FAGACEAE) IN THE MOUNTAIN REGIONS OF ADZHARIYA

Приведены результаты изучения этапов морфогенеза каштана съедобного, произрастающего в Кинтришском заповеднике (Аджария). Выделено 3 периода и 7 онтобиоморф, которым соответствуют 7 фаз онтогенеза. В зависимости от условий местообитания выделены 3 экибиоморфы.

Каштан съедобный *Castanea sativa* Mill. (Fagaceae) — дерево первой величины, один из главных компонентов буково-каштановых лесов Закавказья, поднимающихся в пределах Аджарии до высоты 800—1000 м над ур. м., т.е. до уровня буковых лесов. В различных типах лесов нижнего горного пояса каштан является основной лесообразующей породой (остальные древесные породы — бук восточный *Fagus orientalis* Lipsky, граб кавказский *Carpinus caucasica* Grossh. и др. — представлены не столь массово, а зачастую единично). У этого крупного, достигающего в среднем 30 м выс. прямостоящего дерева с повышением высоты над уровнем моря биоморфа не изменяется. Каштан в отличие от бука не образует пояса криволесий. Изредка на верхнем пределе своего распространения растет как стланец.

География, экология, полезные свойства каштана изучались в СССР, в том числе и в Грузии, давно. На сегодняшний день литература, посвященная каштану, труднообозрима. В Западной Грузии наиболее полная сводка по каштановым лесам издана в 1968 г. П.И.Иссинским. Детально исследовали типы каштановых лесов Грузии А.Г.Долуханов (1953) и В.З.Гулисашвили (1950, 1956, 1961). Подробное описание каштановых лесов Аджарии приведено в монографии Д.В.Манджavidзе (1980). Однако биоморфологические особенности и онтогенез каштана до сих пор не исследованы.

Каштан съедобный имеет легкую и очень прочную древесину. Она легко поддается обработке, при высыхании становится прочной, не подвержена гниению, что очень важно при влажном климате Аджарии. В недавнем прошлом большинство домов деревянной постройки в Аджарии делали из каштана. Многие из них сохранились и по сей день. Эта особенность древесины послужила причиной массовых вырубок каштана. В настоящее время каштановые леса на территории Аджарии сильно деградировали, особенно в нижнегорном поясе, активно освоенном субтропическими культурами и наиболее подверженном антропогенному влиянию.

Значительные массивы каштановых лесов в пределах Аджарии сейчас можно наблюдать в долине р. Кинтриши на территории Кинтришского государственного заповедника, образованного сравнительно недавно, в 1959 г. За 30 лет заповедного

режима многие лесные массивы, ранее подвергавшиеся антропогенному влиянию, восстановились.

Кинтришский заповедник расположен в южной части Западного Закавказья на отрогах Аджаро-Имеритинского хр. Нижнегорная зона занята смешанными листовыми лесами колхидского типа с вечнозеленым подлеском из рододендрона понтийского *Rhododendron ponticum* L. и лавровишни лекарственной *Laurocerasus offinalis* L., которые простираются от уровня моря до верхней границы леса, охватывая нижний субтропический пояс, а также средний и верхний лесные пояса. Различия в температурных условиях высотных поясов значительны. Так, в субтропическом поясе зимой температура не опускается ниже -1°C , а летом не превышает $+30^{\circ}\text{C}$ (за редкими исключениями). На верхнем пределе среднего лесного пояса, на высоте 800 м над ур.м., зимой температура падает до -18°C , а летом часто превышает $+30^{\circ}\text{C}$, причем континентальность климата усиливается суточными колебаниями температур. В узкой долине р. Кинтриши создается своеобразный климатический режим, связанный с сильными ветрами по долине реки, особенно в ее верхнем течении. В результате ветром наматывается снег слоем до 4—5, а иногда и 10 м.

В течение 1980—1991 гг. мы изучали биоморфологические особенности и онтогенез каштана съедобного на территории Кинтришского заповедника. Материал собирали в пределах всего высотного распространения каштана, на макросклонах долины р. Кинтриши, как на южной экспозиции, где светолюбивый каштан преобладает, так и на северной.

При описании жизненной формы (ЖФ) каштана мы пользуемся методикой и терминологией, разработанными нами ранее для ЖФ древесных растений (Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; Мазуренко, 1980, 1982, 1986 и др.).

Онтогенез разделяется на периоды и фазы, принимается понятие онтобиоморфы (Мазуренко, 1986) — ЖФ, свойственной определенной фазе онтогенеза. В онтогенезе каштана 3 периода и 7 фаз, которым соответствуют 7 онтобиоморф. Онтобиоморфы сопоставлялись и сравнивались с возрастными этапами, выделяемыми в лесоводственной практике. Кроме того, учитывались и экобиоморфы, т.е. ЖФ, свойственные разным экологическим уровням.

В Кинтришском заповеднике выделены 3 экобиоморфы каштана: 1-я — «опушечная», с осветленных опушек; 2-я — «лесная», с сомкнутых лесных ценозов; 3-я — экобиоморфа лесного стланца на верхнем пределе распространения, на высоте 800—1000 м над ур. м.

Экобиоморфа 1. «Опушечная»

Период 1 — «рост»; преобладают процессы роста. Формируются ствол и крона. 1-я онтобиоморфа: проростки, одноосные растения. 1-й год жизни. 2-я онтобиоморфа: кустовидное деревце. 2—6(10) лет. 3-я онтобиоморфа: жердняк. Начало плодоношения. Невысокое дерево с редкой кроной (у лесоводов — «молодняк»). 6(10)—20(30) лет (рис. 1, А—Г). 4-я онтобиоморфа: молодые генеративные деревья; активно растущие деревья с плотной усеченной кроной (у лесоводов — «средневозрастные»). 20—40(60) лет.

Период 2 — «стабилизация»: растения достигают наибольшего развития, процессы роста уравниваются процессами отмирания. 5-я онтобиоморфа: крупные деревья с шаровидной кроной («приспевающие»). 40—80(100) лет. 6-я онтобиоморфа: крупные деревья с мощными ветвями («спелые»). 80—100(120) лет.

Период 3 — «отмирание»: процессы старения, отмирания ветвей; затем кроны усиливаются и в конце приводят к отмиранию дерева. 7-я онтобиоморфа: крупные деревья с разрушающейся кроной («перестойные»). 120 лет и более, иногда до 600.

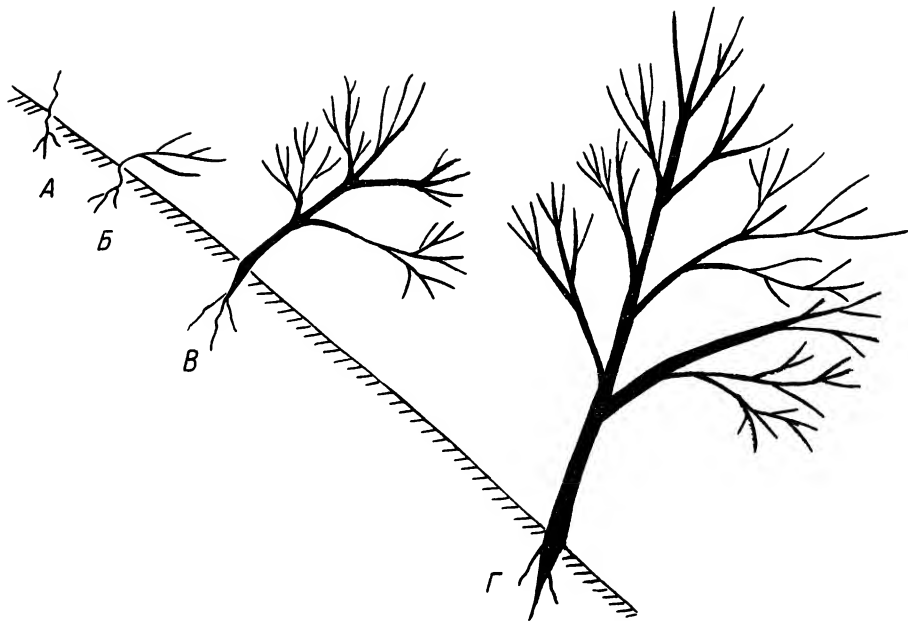


Рис. 1. Схематическое изображение онтобиоморф в 1-м периоде онтогенеза *Castanea sativa*.

А — 1-я онтобиоморфа, проростки, одноосные растения; Б — 2-я онтобиоморфа, кустовидные растения; В — 3-я онтобиоморфа; Г — 4-я онтобиоморфа, молодые генеративные деревья.

Окр. пос. Хино. Макросклон южной экспозиции на высоте 800 м над ур. м. Каштановый лес с редкой примесью бука и граба.

Период 1

1-я онтобиоморфа. Семена каштана очень крупные. В связи с тем что эти семена с момента их опадения в октябре месяце и далее поедают разнообразные животные, резко снижаются массовые всходы. В то же время грызуны их закапывают, поэтому они сохраняются. Но большинство семян в изучаемой нами популяции нежизнеспособно, так как повреждено насекомыми. В плюске 3 семени, из них среднее всегда сильнее боковых, нежизнеспособных; боковые обычно при созревании сильно повреждены личинками насекомых.

С осени семена лежат в опаде, затем — под толстым слоем снега, а следующей весной после схода снега в мае прорастают. Прорастание подземное, семядоли остаются в подстилке или в почве. Период от рассеивания до прорастания довольно опасен для семян. Массовые всходы, по нашим наблюдениям, появляются очень редко. Это бывает в годы, когда снег ложится рано, в конце октября—начале ноября. Семена тогда оказываются под двойным снежным покровом, так как первый снег ложится тонким слоем, но не стаивает, а второй — укрывает почву, как одеялом, толстым 1—2-метровым слоем. Весеннее стаивание обоих слоев снега идет в два этапа. Сначала в апреле стаивает верхний, более толстый и более рыхлый, слой; второй же, тонкий, слой снега образует наст и стаивает медленно к маю месяцу, пропитывая почву влагой, что благоприятно сказывается на весеннем состоянии семян, прошедших зимнюю стратификацию и не высыхающих весной. Такие благоприятные условия складываются довольно редко, раз в 40—60 лет, когда и наблюдаются массовые всходы, оказывающие влияние на общее состояние популяции, в которой будут преобладать одновозрастные растения.

Именно этим явлением можно объяснить распространение в среднегорном поясе Кинтришского заповедника, в долине р. Кинтриши, в основном 60-летних растений, а на соседнем участке — и 120-летних.

Более дружно семена каштана прорастают на рыхлых, нарушенных, лишенных растительности местах: кротовинах, небольших оползнях, вызванных снеготаянием.

Первичный побег (ПП) проростка до 10 см, несет до 6 листьев, из которых 2 верхних наиболее крупные (10×4 см). В середине лета, в июле, у некоторых растений из 1-й верхней или из 2 верхних пазушных почек отрастают ивановы побеги от 5 до 10 см дл., направленные косо вверх. Эти ивановы замещающие побеги несут 5—6 листьев. Если имеется только один замещающий побег, то он принимает направление роста ПП и растение остается одноосным. Одноосное растение может достигать 20—30 см выс. ПП в основании утолщается до 2 мм. Корка ПП оливкового цвета, не древеснеет. Терминальная почка всегда отсутствует, ее замещает пазушная почка верхнего листа, наиболее приближенная к верхушке и достигающая 5 мм. Эта особенность сохраняется всегда. Расположенные ниже пазушные почки более мелкие, светло-зеленые, обычно во всех пазухах листьев хорошо заметны, но остаются покоящимися. Иногда 1-я фаза растягивается на 2 года. Это бывает в том случае, если замещающий побег нарастает и на 2-й год, а ивановы побеги отсутствуют. Замещающий побег более крупный, 25—30 см, несет 10—11 листьев, самые крупные из которых верхние, 13×4.5 см. Замещающий побег отрастает под углом 30—40° по отношению к ПП и направлен к свету. В некоторых случаях, кроме 1-го хлыстовидного замещающего побега, отрастает и 2-й сверху. Он отстает в росте и обычно эфемерный. Растения достигают 30—40 см выс. (рис. 1, А).

2-я онтобиоморфа. На 2-й или 3-й год крупный замещающий побег начинает ветвиться. Отрастают 1 или 2 боковых побега. Ветвление может начаться уже в 1-й год, а на 2-й год растение приобретает кустовидную форму. Но верхний прирост остается более крупным, 25—30 см, он олиствен по всей протяженности: несет до 11 листьев размером 14×4.5 см. В отличие от настоящих кустарников кустовидная форма роста ювенильных растений каштана создается в результате ветвления, а не кущения.

Зимой побеги каштана под снегом прижимаются к почве и лежат вниз по склону. Весной со сходом снега первичный и боковые побеги распрямляются, но совсем прямостоящими не становятся. В конечном итоге ПП простирается обычно горизонтально (т.е. под некоторым углом к направлению склона), а конечные ветви направлены вертикально (ортотропно). Каштан, будучи светолюбивой породой, уже с первых этапов онтогенеза сильнее отрастает и выпрямляется на более освещенных местах, благодаря чему куст приобретает неправильную однобокую форму (рис. 1, Б, В), устремленную к более освещенному пространству.

На 3—4-й год очередной замещающий побег увеличивает высоту растения до 50—60 см, а в основании обозначается ствол, оголенный на участке до 10 см, так как первые боковые побеги отмирают. Корка на стволике коричневая, в нескольких местах растрескивается. Небольшая крона неправильной формы, несет 2—4 ветви, разветвленные на 3—4 порядка. Пригибание ветвей и молодого стволика продолжается. Из-за высокого снежного покрова (2—3 м) иногда обламываются как ствол, так и ветви. Если ствол после схода снега не обломан, то он из горизонтального состояния перейдет в вертикальное, т.е. выпрямится, и будет направлен косо вверх. Приросты достигают 20—25 см дл. и несут по 10—12 листьев, почти соответствующих размерам листьев взрослых растений (20×7 см). Если же ствол обламывается, то из верхней почки на оставшейся живой части ствола отрастает новый замещающий побег, принимающий направление материнского. Он продолжает нарастание ствола, ветвится. На 2-й год после облома небольшая крона восстанавливается. На крутых склонах у кус-

товидного растения ствол всегда короткий, не более 10 см; боковые ветви, стремящиеся к свету, крупные и по длине равны лидирующему стволу.

Очень редко растения развиваются не на крутых склонах, а на ровных лесных полянах. На такой поляне, находящейся на высоте 600 м над ур.м., расположен питомник с сеянцами. Кустовидная форма у растений в питомнике сохраняется только в течение первых 2 лет, затем ствол начинает резко расти вверх, боковые побеги под снегом обламываются. Образуется форма жердняка. В данном случае крона не однобокая, а равновеликая. В питомнике иногда в результате снегопадов ствол не только пригибается, но и обламывается. В этом случае кустовидность восстанавливается за счет нескольких побегов, отрастающих из спящих почек, но через год самый верхний побег усиливается, продолжая нарастание ствола.

В питомнике кустовидность может отсутствовать или быть кратковременной. В стадию жердняка растение может перейти уже на 3—4-й год, но формирование дерева может быть задержано и на 5—7 лет, из-за того что обломаны крона и верхушка стволика.

На молодом стволике возможно отрастание небольших (5—7 см дл.) эфемерных боковых побегов, главная роль которых заключается в создании наибольшего количества листвы для скорейшего восстановления нормального роста дерева при повреждении. Массовое отрастание эфемерных побегов бывает только после повреждений.

В этой фазе начинается единичное плодоношение. В пазухах верхних листьев закладываются 2—3 сережки, которые пылят в течение всего июня; 2 женских невзрачных цветка находятся на верхушке прироста. По мере отцветания сережки отваливаются, остается только верхняя (резервная) сережка, расположенная рядом с женскими цветками и обеспечивающая опыление, если такового не произошло с соседних деревьев. Завязи развиваются быстро, в течение 2—2.5 мес созревают семена, колючие плоды растрескиваются в конце сентября—октябре.

3-я онтобиоморфа: жердняк. К 7-летнему возрасту это — быстро растущее дерево с яйцевидной кроной, 2—3 м выс., которая зимой остается над снежным покровом. Ствол не пригибается, а остается прямым. В нижней части на участке 2.5 м он оголен, его диаметр в основании 2 см. Выше располагается редкая крона, состоящая из 10 ветвей 1-го порядка. Ветви кроны становятся долговечными и ветвятся до 5—6-го порядка. Они направлены косо вверх под углом 45° по отношению к стволу. Самые крупные ветви находятся в основании кроны, в начале фазы их протяженность равна 2 м.

Крона сохраняет однобокую форму, так как ветви, направленные от склона (к периферии), всегда крупнее тех, которые отрастают со стороны склона. Угол отклонения этих ветвей от вертикали — только 30—35, а первых — 50—60°.

Идет быстрый рост дерева в высоту. Боковые побеги, отрастающие ежегодно из пазух верхних листьев прошлогодного прироста, в 1-й год достигают уровня терминального прироста. Благодаря этому верхушка кроны, состоящая из 3 побегов, плоская (рис. 1, Г). На 2-й год 2 боковых побега отстают в росте от основного, отклоняются в стороны и формируют боковые ветви. Прирост ствола снова отрастает вверх, и новые боковые побеги снова почти достигают его вершины. Это повторяется неоднократно. Так образуются четко выраженные в этой фазе ярусы 1-го порядка (Мазуренко, Хохряков, 1991). В кроне насчитывается 5—7 ярусов, нижние ветви более крупные и вытянутые, особенно самая нижняя ветвь, что в некоторой степени нарушает четкое ярусное строение молодого дерева. К концу фазы прироста ствола и боковых ветвей еще более увеличиваются. Формируются основные части дерева — ствол, ветви, крона. Ветви, отрастающие в этой фазе, могут функционировать в течение всего дальнейшего онтогенеза.

Развитие ветви начинается с образования бокового побега, который через 2—3 года становится скелетной осью, основанием ветви, стволом 2-го порядка. Ветвь расширяется, разветвляясь на 5—6 порядков, после чего может де-

градивать, оголяя ствол, или ее ветвление продолжается в последующие фазы, а сама ветвь с годами становится все более и более мощной, уподобляясь стволу дерева, но расположенному в кроне. Крона дерева яйцевидная, несколько расширенная к периферии, редкая, в ней видны просветы. Ветви на концах смыкаются, и их последние приросты (облиственная часть — зона жизнеобеспечения) свисают вниз.

В ущелье р. Кинтриши наметает снега слоем до 4 м и более. Из-за сильных снегопадов ломаются ветви. Снег налипает, замерзает на ветвях, но обломанные верхушки молодых деревьев быстро восстанавливаются. Ветвь, ближайшая к облому, выпрямляется вверх и продолжает нарастание ствола. Таких вынужденных смен может быть несколько. После сильных поломок отрастают многочисленные побеги из спящих почек — побеги дополнения (ПД). Их, как правило, очень много. За покровом из молодых ПД полностью скрываются весь ствол и основания старых ветвей. Большинство ПД эфемерные, другие ветвятся 2—4 года и затем отмирают, и только единицы из них могут дать начало долговечной ветви.

Подобные явления мы наблюдали и у эвкалиптов *Eucalyptus cinerea* F. Muell. в культуре Батумского ботанического сада. После холодной зимы 1985 г. у них отмерла вся крона. В течение 2—3 лет стволы эвкалиптовых деревьев были покрыты густым покровом побегов дополнения. Единицы из них образовали ветви, остальные ПД и их системы отмерли, но в первые 1—2 года после гибели кроны листва ПД обеспечила дереву продолжение нормальной ассимиляции. Однако у эвкалиптов это, вероятно, реакция на экстремальные условия своей родины — на пожары. У каштана, обитающего в долине р. Кинтриши, это явление вполне обычное, так же как и обломы; оно возникает ежегодно. Активное разрастание ПД характерно не только для жердняка, но и для всех последующих стадий.

К концу фазы дерево достигает 8—10 м выс. Плодоношение становится более регулярным. Соцветия располагаются на самых крупных, хорошо освещенных побегах. Они уже не единичны: кроме конечной кисти (сережки), из пазух 3—4 верхних листьев отрастает еще несколько соцветий.

4-я онтобиоморфа: молодые генеративные деревья («средневозрастные», по терминологии лесоводов) (рис. 2).

Под термином «средневозрастный» логически подразумевается достижение середины онтогенеза, среднего возраста растения. Однако в отношении каштана это далеко не так. Дерево в этой фазе находится еще в стадии активного роста. Для лесоводов же главным критерием является особенность древесины, ее спелость.

Идет интенсивный рост дерева в высоту. Ежегодные приросты достигают максимума — в среднем 35—40(50) см. Так же быстро увеличивается диаметр ствола. В начале фазы он равен 9—10 см, в конце фазы достигает 35—48 см. Крона начинается на высоте 2—3 м. В нижней части ее находится наиболее крупная ветвь (6—8 м дл.), направленная к свету, к концу фазы она может принять горизонтальное положение. Она функционирует в течение всего периода онтогенеза и к старости отмирает вместе с деревом. По мере развития структура ветви усложняется, ее скелетная ось (ствол дерева) в основании оголяется, боковые ответвления на ней отмирают, очищая ее. На расстоянии 1.6 м от ствола ветвь веерообразно расширяется, насчитывается до 5 порядков более мелких скелетных ветвей. На конце ветви находятся самые молодые, 2—3-летние, еще не окрепшие побеги. В отличие от направленных косо вверх скелетных осей они свисают вниз. Ветвь делится на 3 зоны: 1) ствол ветви, имеет протяженность 2—2.5 м; 2) разветвленные скелетные оси, имеют протяженность 3—7.5 м, 2 м шир.; 3) последние 2—3 прироста, или зона жизнеобеспечения, 1—1.5 м дл.

С противоположной стороны между стволом и склоном располагается также крупная ветвь, но менее разветвленная, чем та, которая отрастает от склона (к



Рис. 2. Молодые генеративные деревья.

В центре снимка — дерево с отклоненной к долине реки (к свету) кроной. Ветвь с противоположной стороны прижимается к стволу.

свету). Она растет косо вверх, как бы прижимаясь к стволу, чтобы получить наибольшее количество света. Эта 2-я ветвь также делится на 3 зоны, но количественные соотношения зон здесь иные: 1) ствол ветви, вытянутой на 3—3.5 м; 2) скелетные оси ветви, 4—7.5 м; 3) зона жизнеобеспечения, 1—1.5 м дл. Особенностью ствола ветви, так же как и основного ствола дерева, является то, что он по всей своей протяженности четко выражен и идет до самой вершины кроны, не теряясь в ней. Крупные ветви в миниатюре копируют все дерево, имея свою небольшую крону, но с иными размерами и направлениями роста. Выше в кроне дерева над крупными ветвями находится до 10 порядков разных по величине и развитости направленных косо вверх ветвей, располагающихся по сторонам ствола. В совокупности все ветви образуют крупную яйцевидную крону, 12—16 м в диам., в основании усеченную. Она несколько неправильной формы, выдается в сторону склона, захватывая объем более освещенного пространства вдоль склона. По мере роста в высоту более крупные ветви становятся скелетными, а мелкие деградируют (рис. 2).

Ветвление ствола идет таким путем: ежегодно из верхней пазушной почки образуется крупный (30—35 см) ортотропный побег, принимающий направление роста ствола. Он несет до 16 листьев размерами 25.7×8.5 см, расположенных по всей его длине. Терминальный побег в большинстве случаев плодущий. Ниже, на прошлогоднем приросте, отрастают 2 боковых побега размерами до 10—15 см, направленных косо вверх, также в основном плодущих. Они дают начало боковым ветвям или отмирают молодыми. Еще ниже по приросту могут отрасти 2—3 укороченных (1—2 см) эфемерных побега, несущих 2—3 листа. На 2—3-й год после отрастания более слабые из этих побегов отмирают, и так происходит ежегодно. Более сильные побеги становятся скелетными осями, продолжают ветвиться, но и приросты на них более крупные, а боковых побегов может быть только один — замещающий. По тому же типу идет нарастание ветвей. Одновременно с увеличением размеров дерева, набором высоты, разветвлением кроны идет и обильное плодоношение. Во время цветения вся крона покрывается соцветиями и выглядит белой от их обилия.

Зимой некоторые боковые ветви обламываются, и тогда на скелетных осях, на стволе отрастают многочисленные побеги дополнения, которые, так же как и в предыдущей фазе, быстро восстанавливают ветви.

Период 2

5-я онтобиоморфа. Дерево достигает 26—28 м выс. и продолжает медленно расти в высоту при приростах ствола 15—20 см. Диаметр ствола достигает максимума — 48—50 см. Прирост ствола несколько замедляется (20—30 см), а к концу фазы идет на спад (рис. 3, А).

Крона продолжает увеличиваться в размерах. Облиственная часть все далее отодвигается от главного ствола, а внутри кроны образуются значительные пустоты. Нижняя, наиболее крупная боковая ветвь принимает горизонтальное положение, т.е. как бы отгибается в сторону. Ствол ветви достигает 5—7 м дл.; 2-я зона ветви — ее разветвленная скелетная часть — теперь достигает 7—10 м дл. и 10 м шир. Зона жизнеобеспечения остается прежних размеров. Верхние крупные скелетные ветви, отрастающие со стороны склона, продолжают нарастать, но не отгибаются, а, наоборот, как бы прижимаются к стволу.

В кроне насчитывается 13—15 ветвей разных размеров, отрастающих то строго горизонтально, то косо вверх. Крупные, мощные скелетные ветви продолжают укрупняться, а более слабые отмирают. По краям ветви смыкаются между собой, образуя единое целое — крону дерева, приобретающую форму купола, края которого внизу достигают почвы. В середине кроны (в полузатенении) несколько слабых ветвей свисает вниз. Цветков, а тем более плодов на них не бывает. Толщина их скелетных осей не превышает 1—2 см, они слабо ветвятся, протягиваясь вниз на несколько метров, приобретая «плакучую» форму. В этих ветвях насчитывается до 20 порядков побегов. Структурно плакучие затененные ветви отличаются от крупных ветвей. Один слабый побег сменяется всего одним таким же слабым замещающим побегом, изредка — двумя побегами, из которых более тонкий и слабый вскоре отмирает, а более крупный продолжает нарастание плакучей ветви. Плакучие ветви часто заполняют середину кроны. Иногда их много, иногда единицы. Пучки побегов дополнения продолжают появляться на скелетных ветвях. Большинство недолговечно, и только единицы из них дают начало плакучей ветви.

6-я онтобиоморфа: крупное дерево с куполообразной кроной и раскидистыми ветвями («спелые», по терминологии лесоводов).

Дерево находится в стадии полной спелости, т.е. дает наибольшее количество деловой древесины. Деревья достигают в среднем 35 м выс., а стволы — 80 см в диам. Рост в высоту и по диаметру идет очень медленно и к концу фазы, когда уже возможна естественная смерть дерева, сходит на нет. Встречаются

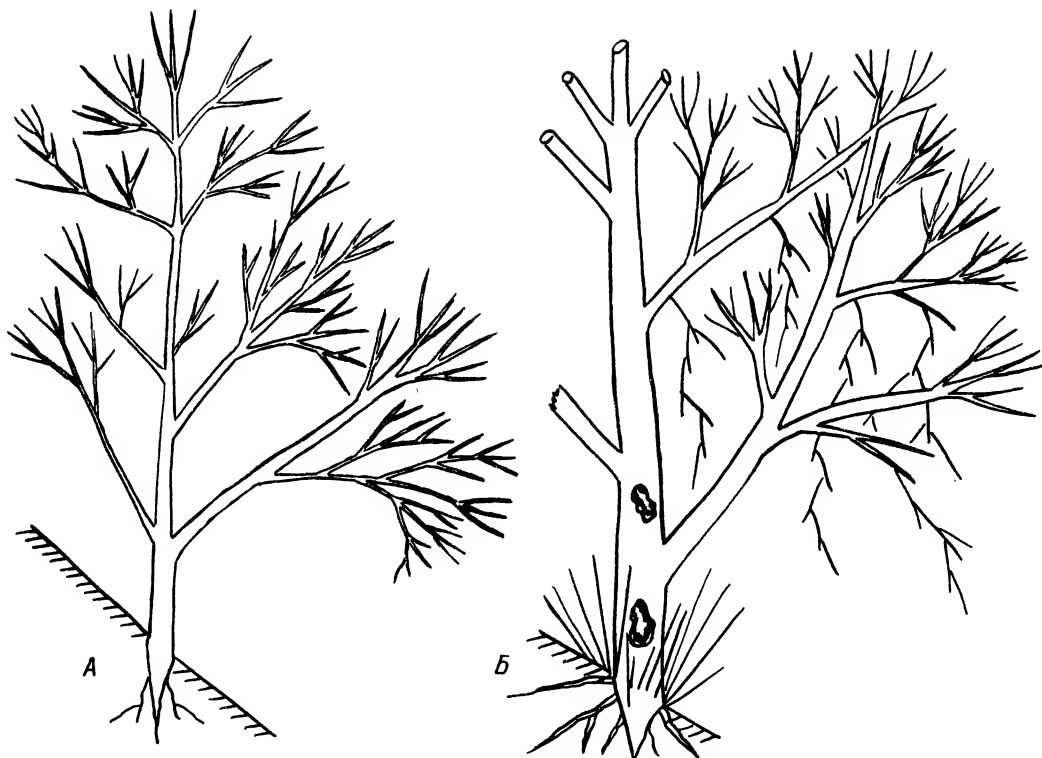


Рис. 3. Схематическое изображение каштана в среднем и старшем возрасте.
 А — стабилизация ростовых процессов, 2-й период онтогенеза; Б — 3-й период, «отмирание».

стареющие экземпляры, доживающие до 600 лет и более, но это редкое исключение. Известно, что каштан может жить до 1000 лет, но таких примеров для Аджарии мы не знаем.

Крона теряет компактность. Жизнеспособно 13—15 наиболее крупных ветвей. Менее долговечные отмирают, оголяя среднюю часть кроны. Направление роста крупных ветвей самое различное, есть среди них и наполовину обломанные, и с обломанной верхушкой.

В нижней части ствола 1-я, наиболее крупная ветвь часто превращается в равноценный главному стволу 2-й ствол, диаметр которого такой же, как у главного (до 80 см). От 2-го ствола, так же как от основного, отходят скелетные ветви. В данном случае это ветви 2-го порядка, но они крупные, как и ветви 1-го порядка, расположенные выше, на главном стволе. Эти ветви входят в состав кроны всего дерева, в совокупности образуя куполообразный шатер.

Средняя часть кроны оголяется, часто заполняется недолговечными плакучими ветвями и побегами дополнения, возникновение которых становится массовым. Они живут 1—2 года, затем отмирают. На смену им отрастают новые, и такой процесс наблюдается постоянно. Крона редет. 1-я зона самых крупных боковых ветвей (стволов) вытягивается более чем на 10 м, по всей протяженности ветви оголяются и обрастают ПД. 2-я зона также редет. Из-за усиливающихся процессов отмирания скелетные оси во 2-й зоне принимают самые разнообразные формы. Концы ветвей не смыкаются, в них образуются значительные, из года в год увеличивающиеся пустоты.

Слабые свисающие ветви протягиваются сверху вниз на 10—15 м, достигая почвы. На стволе могут образоваться 2—3 дупла. Плодоношение, как и прежде, обильное, но семена часто с гнилью (рис. 3, Б).

Период 3

7-я онтобиоморфа: крупное разрушающееся дерево («перестойные», по терминологии лесоводов).

Толщина ствола 80—100 см. Встречаются экземпляры со стволом до 2 м толщ. Иногда имеется 2 крупных ствола, 2-й из них образован нижней скелетной ветвью. Диаметр 2 стволов одинаков. Отмирание ветвей усиливается, увеличиваются просветы в кроне, теряется правильность ее конфигурации. Старые ветви обламываются, а в их основании появляются недолговечные системы побегов формирования (СПФ). На обломанных ветвях продолжают массово появляться недолговечные ПД, преимущественно эфемерные. Усиливается разнообразие конфигурации ветвей кроны. Увеличивается дуплистость стволов. Иногда обламывается вся крона. Живым остается ствол на участке до 10 м и более, на нем отрастают недолговечные ветви, возникшие на базе побегов формирования. Продолжают отрастать пучки недолговечных СПФ, обрамляя муфтой основание ствола. СПФ возникают и на корнях рядом со стволом. Такие СПФ более долговечны и могут дать начало дочернему порослевому поколению каштана. Основание СПФ укореняется, что обеспечивает им первоначально частичную, а затем и полную автономность. При полном разрушении ствола, наступающем в конце онтогенеза, возможно сохранение порослевого поколения. Рядом с пеньком активно отрастают молодые СПФ. С годами они приобретают полную самостоятельность, чему способствует отгнивание пенёка и материнской корневой системы первого поколения.

Возникновение вегетативного потомства возможно и при рубках, поломках. Здесь, так же как и в фазе старения, прямой реакцией на разрушение является возникновение поросли, которая, укореняясь, дает новое вегетативное поколение каштана.

Экобиоморфа 2. «Лесная»

В сомкнутом лесном сообществе (в затенении) в периоде онтогенеза каштана выделяется 6 или (реже) 7 фаз.

1-я онтобиоморфа: проросток, одноосные (1—2 года).

2-я онтобиоморфа: кустовидные растения. В более сильном затенении фаза отсутствует [3—4(5) лет].

3-я онтобиоморфа: жердняк [5—20(30) лет].

4-я онтобиоморфа: молодое генеративное дерево с куполообразной кроной [20—40(60) лет]. Дальнейший ход онтогенеза идет так же, как у растений на опушках.

1-я онтобиоморфа. Растения одноосные. Так же как и у опушечных растений, возможно образование ивановых побегов, но размеры затененных растений меньше.

2-я онтобиоморфа. Кустовидные растения формируются так же, как и в осветленном варианте, но менее компактны и имеют меньшие размеры.

В некоторых случаях кустовидная форма под пологом леса отсутствует. Тогда ПП в первые 2 года не ветвятся моноподиально (хотя иногда и возникают слабые эфемерные боковые побеги). Замещающие побеги быстро увеличивают высоту растения, имеющего форму хлыста. Одноосность сохраняется до 4—5 лет.

3-я онтобиоморфа: жердняк. С 5—6-летнего возраста начинается активное моноподиальное ветвление. Боковые побеги дают начало первым ветвям, которые чаще всего бывают недолговечными. Ветвление и нарастание дерева идет так же, как и у опушечной формы, но крона несет всего 3—4 ветви, т.е. более редкая.

4-я онтобиоморфа. Форма кроны такая же, как у растений на опушках, но более редкая и меньшего диаметра.

Дальнейший ход онтогенеза описываемой экобиоморфы схож с ходом онтогенеза опушечных форм, но идет с замедлением интенсивности ветвления, а следовательно, и всего формирования кроны.

Экобиоморфа 3. Лесной стланец

Близ верхней границы пояса каштановых лесов на высоте 1600—1800 м над ур.м. на крутых, преимущественно северных склонах в зарослях колхидского вечнозеленого подлеска (шкериани) Кинтришского заповедника изредка образуется стелющаяся форма каштана съедобного. Растения угнетены и не плодоносят. Выделены следующие онтобиоморфы: 1-я — одноосные растения (1-й год развития); 2-я — небольшой стланник (3—10 лет); 3-я — стланец (10—30 лет); 4-я — деградирующий стланник (от 30 до 50—60 лет).

1-я онтобиоморфа. В сильном затенении под пологом вечнозеленых кустарников проростки каштана, как правило, небольшие (до 10 см), слабые, ивановых побегов на них не образуется никогда. Растения ортотропные, в форме хлыстика.

2-я онтобиоморфа. Зимой небольшой 1-летний хлыстик прижимается снегом к почве вниз по склону, на следующий год со сходом снега он не распрямляется, а остается прижатым к почве. На нем отрастают 1—2 замещающих побега, равных первичному, направленных ортотропно. Благодаря этому растение приобретает форму саблевидного стланника с лежащей частью (10 см) и с саблевидно приподнимающейся частью (10—15 см), состоящей из 1—2 побегов 2-го порядка. В следующую зиму прижимается к почве и 2-й прирост, увеличивая лежащую часть, которая к этому времени становится скелетной осью 0.5 см толщ.

В последующие годы происходит то же самое: выросшие за лето побеги прижимаются зимой к почве, а 1-летние (молодые) приподнимаются. Таким путем идет увеличение стелющейся скелетной оси. Она может быть разветвлена на 2—3 порядка. На 5—6-й год приподнимающаяся часть становится больше и более разветвленной. В результате моноподиального ветвления отрастают главный побег (10—15 см) и одновременно 1—3 боковых, несколько меньших по размерам. Плодущих побегов нет. Края стланника становятся широкими, вееровидно расширяются, высота ортотропной части достигает 20—30 см.

3-я онтобиоморфа. Отрастание вниз по склону и последовательное увеличение плагиотропной части растения продолжают. Здесь, в основании растения, выделяется только одна главная скелетная ось — ствол, так как боковые ее ответвления постепенно отмирают. Далее следуют скелетные оси 2-го порядка, также плагиотропные. Всего длина лежащей скелетной части достигает 4—5 м. Саблевидно же приподнимающаяся ортотропная часть возвышается до 1 м, на ней насчитывается 2—4 порядка небольших побегов, 6—8 скелетных осей 3—4-летнего возраста и до 15 1-летних, а в диаметре не превышает 1 м. Многие побеги отмирают в 1-й год, другие — на 2—3-й год. Таким путем идет отрастание куста вниз по склону. Укоренения скелетных осей не бывает, но часто на них возникают побеги дополнения, которые могут быть как 1-летними, так и более долговечными.

Высокая регенерационная способность каштана и отсутствие вегетативно подвижных кустов кажутся, на первый взгляд, странными, особенно по сравнению

с типичными стланцевыми формами дуба понтийского, березы Медведева и бука восточного. У каштана стелющаяся форма лишь факультативная, никогда не бывает облигатной и встречается редко.

Стланец можно разделить на 4 зоны: 1) в основании у корня стелющийся вниз по склону ствол 1 м дл.; 2) плагиотропные скелетные оси 2-го порядка; 3) ортотропные скелетные оси; 4) молодые приподнимающиеся облиственные побеги.

4-я онтобиоморфа. По мере отдаления от главного корня побеги становятся слабыми, приток пластических веществ и воды затрудняется, появляются признаки деградации. Периферийная часть постепенно отмирает, ветвление прекращается, но отмирания куста пока не происходит. Еще некоторое время на стволике отрастают ПФ, всегда недолговечные. Затем все растение отмирает.

Помимо разнообразных экологических (природных) условий на каштане, как и на других древесных породах, отрицательно сказывается хозяйственная деятельность человека, в частности вырубание. При этом от методов рубки, сроков ее проведения и т.д. сильно зависит форма возникающей на оставшемся пне поросли. Порослевые формы в целом похожи на естественные, возникающие в конце онтогенеза (7-я онтобиоморфа), однако могут появляться уже со средних стадий онтогенеза (4—6-я онтобиоморфы). Кроме того, при некоторых формах хозяйствования довольно крупные пни каштана могут на неопределенно длительное время как бы замирать, находясь под пахотным слоем, однако при прекращении сельскохозяйственной деятельности они снова пробуждаются. Эти биоморфы, обязанные своим появлением человеку, в отличие от природных экобиоморф следовало бы обозначить особым термином — антропобиоморфы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гулисашвили В.З. Каштан и его распространение в Закавказье в связи с климатическими условиями // Вестн. Тбилисс. бот. сада. 1959. Вып. 59. С. 130—138. — Гулисашвили В.З. Горное лесоводство для условий Кавказа. М.;Л.: Гослесбуиздат, 1956. 302 с. — Гулисашвили В.З. Каштан съедобный // Дендрофлора Кавказа. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. Т. 2. С. 171—182. — Долуханов А.Г. Каштановые леса Грузии // Тр. Тбилисс. бот. сада. 1953. Т. 15. С. 339—363. — Иссинский П.А. Каштановые леса и основы ведения хозяйства в них // Сб. тр. Сочинской НИЛОС. 1968. Вып. 4. С. 1—240. — Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 231 с. — Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с. — Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с. — Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 51. № 3. — Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 152 с. — Манджavidзе Л.Б. Типы лесов Аджаро-Имеритинского хребта и их использование в лесном хозяйстве // Тр. Тбилисс. ин-та леса АН ГССР. Тбилиси: Мецниереба, 1964. Т. 13. С. 3—37.

Ботанический сад АН Грузии
Махинджаури

Получено 4 III 1991

S U M M A R Y

Castanea sativa is one of the main components of the beech-chestnut forests of the Transcaucasian regions. In Adzhariya these forests come up to the height of 800—1000 m above the sea level, up to the beech forest belt. The chestnut tree is the main forest-forming species in the different types of forest in the low mountain belt. Other tree species, *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasia* Grossh. etc., occur much less frequent and often only individually. The biomorph of this large, straight-trunked tree of nearly 30 m in height does not depend upon its location on the mountain slope. Unlike the beech tree, the chestnut tree does not form the belt of crooked forest. It sometimes grows like a trailing shrub at the upper limit of its distribution.

УДК 581.522.5 (-924.81) (23.0)

© 1992

Г. А. Корнюшенко, Л. В. Соловьева

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ГОРНО-ТУНДРОВЫХ КУСТАРНИЧКОВ

G. A. KORNUSHENCO, L. V. SOLOVJOVA. THE ECOLOGICAL ANALYSIS OF PIGMENT
CONTENTS IN LEAVES OF THE MOUNTAIN-TUNDRA DWARF-SHRUBS

Изучено содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях 19 видов кустарников и кустарничков горной тундры Хибин. В пределах таксономических и экологических групп растений проведено сопоставление разных пигментных характеристик, полученных путем расчета на единицы сырой ($M_{\text{сыр}}$), сухой ($M_{\text{сух}}$) массы и площади листа (S_L), как между собой, так и с величинами содержания воды и удельной поверхностной плотности листа (УППЛ). Показано, что генотипическая и модификационная изменчивости пигментных характеристик имеют одинаковую феноменологию. Содержание пигментов в расчете на $M_{\text{сух}}$ и величина УППЛ имеют обратную линейную связь и являются наиболее чувствительными индикаторами, способными отражать меру напряженности экологического режима, складывающегося в экотопах горно-тундрового ландшафта. Группы видов кустарничков, различающиеся по ареалам или биоморфам, не имеют достоверных различий по концентрации пигментов в листьях. Для всей совокупности изученных видов получено уравнение линейной регрессии, отражающее зависимость между площадью среднего для популяции взрослого листа и абсолютным содержанием в нем пигментов.

Впервые содержание пигментов у 15 видов горно-тундровых растений Хибин было определено Н.Н.Гортиковой (1950). Л.М.Лукьянова с сотр. (1986) определили содержание пигментов у 43 видов кустарничков и трав в том же районе. Этот материал был использован для сравнения растений разных поясов (Лукьянова, 1988; Лукьянова и др., 1990). Данные по пигментам получены и для других районов Заполярья (Tieszen, 1970; Горышина, Киселева, 1982; Попова и др., 1984; Герасименко и др., 1988).

Однако до сих пор не проводился сравнительный анализ пластидных пигментов у тундровых растений из разных экотопов тундрового ландшафта, хотя именно такой подход представляется наиболее информативным для изучения адаптации видов, произрастающих в экстремальных условиях.

Требуется также решить вопрос о том, на какой из параметров листа (на $M_{\text{сыр}}$, $M_{\text{сух}}$ или S_L) следует рассчитывать пигменты при экологических исследованиях. Существующие мнения по этому вопросу крайне противоречивы. Точка зрения В.Н.Любименко (1916) представляется наиболее обоснованной: он установил, что максимально возможная для вида концентрация хлорофилла в единице сырой массы листа является величиной наследственной, поэтому виды можно характеризовать этой величиной и сравнивать по этой величине (Любименко, 1916; Любименко, Бриллиант, 1924). Взяв ее за основу при изучении адаптации пигментного аппарата растений к свету, Любименко (1935) пришел к выводу о том, что эта величина отражает меру светолюбия видов, будучи минимальной у светолюбов и достигающей максимума у тенелюбов.

Однако теория адаптации пигментного аппарата к свету была разработана Любименко лишь применительно к фитоценозам с вертикальной ярусностью, формирующимся в условиях умеренной, субтропической и тропической зон, в

которых положение растений разных видов определяется биотическими отношениями, а содержание пластидных пигментов зависит прежде всего от количественных и качественных вариаций светового фактора. Иная картина складывается в зонах с экстремальными условиями. Для структуры растительных сообществ здесь характерно то, что синузии распределяются не в вертикальной, а в горизонтальной плоскости, т.е. имеет место «пестротность» или «мозаичность» их строения. В таких условиях пигментные системы формируются в сравнительно равных световых условиях, при этом ведущим фактором среды является низкая температура, а не свет (Иванов, 1928). Особого внимания заслуживает тот факт, что в адаптивных реакциях растений влияние климатических условий здесь превалирует над биотическими связями (Тихомиров, 1956). Исходя из этого, мы считаем весьма вероятным, что в условиях, где климатический фильтр строго лимитирует возможности произрастания, морфометрические и структурные адаптивные признаки листа должны быть строго скоординированы с условиями внешней среды и между собой.

Цель работы состоит в том, чтобы, используя данные по содержанию пигментов как приспособительный признак к условиям фотосинтеза, понять характер адаптации пигментной системы фотосинтетического аппарата кустарничков к разнообразным условиям горной тундры.

Для выявления стратегии адаптации необходимо было сопоставить диапазоны варьирования пигментных характеристик, рассчитанные на разные параметры листа, с диапазоном изменения содержания пигментов в целом листе для всей совокупности изученных видов.

Материал и методы

Основная часть работы была проведена на базе Полярно-альпийского ботанического сада-института г.Кировска. Материал был собран летом в 1983 и 1984 гг. на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр в горно-тундровом поясе на высоте 400—800 м над ур.м. Из 100 видов растений горно-тундрового пояса Хибин (Серебряков, Куваев, 1951) в наиболее типичных кустарничково-травянистых тундрах обитает лишь 38 видов (Серебряков, 1961). Изученные нами 43 вида кустарничков и трав — обычные для горной тундры виды, характеризующие горно-тундровую растительность Хибин в районе сбора материала.

В данной статье рассмотрены результаты, полученные для кустарничков и кустарничков, являющихся доминантами горно-тундровой растительности.

Листовые пробы собирали по описанной ранее методике (Корнюшенко, 1989). У вечнозеленых кустарничков листья прошлых лет и текущего года собирали в отдельные пробы. В закончивших рост листьях текущего года, как правило, содержание пигментов было выше, чем в старых листьях. Пробы листьев текущего года ввиду их позднего отрастания (после цветения) собирали в первой половине августа.

Следует заметить, что методика сбора материала была ориентирована на получение большой средней для локальной популяции пробы листьев, закончивших рост, но до начала их старения. Это соответствует максимуму накопления пигментов в онтогенезе листа.

Пигменты из листьев экстрагировали 100%-м ацетоном, после чего экстинкцию измеряли на фотоэлектроколориметре (ФЭК) для определения концентрации хлорофилла. Затем экстракты запаивали в стеклянные ампулы и до хроматографического определения каротиноидов хранили при $t \leq 0^\circ\text{C}$.

¹ Физико-географические условия и очерк растительности Хибинского горного массива представлены в книге Б.А.Мишкина (1953). Ассоциации растительности по высотному профилю в районе сбора материала описаны в работе И.Г.Серебрякова и В.Б.Куваева (1951).

Для анализа каротиноидов использовали хроматографию в тонком слое смеси адсорбентов (Hager, Meyer-Bertenrath, 1966; Корнюшенко, Сапожников, 1969). Каротиноиды на хроматограмме разделяли не на все индивидуальные компоненты, а лишь на 2 фракции — каротинов и ксантофиллов. Экстинкция элюатов каротиноидов определялась на ФЭК. Для расчета концентрации фракции ксантофиллов использовали калибровочный коэффициент, полученный для лютеина, который всегда количественно преобладал в смеси.

Для каждого вида было проанализировано от 6 до 12 проб. Ранее (Корнюшенко, 1989) была показана хорошая воспроизводимость данных по годам, для разных видов были рассчитаны доверительные интервалы. Максимальные значения отличались от средних не более чем на 15%.

Поскольку, как отмечалось выше, лишь максимальные для вида значения в расчете на $M_{\text{сыр}}$ могут характеризовать вид, в работе представлены только самые высокие (максимальные) значения из всех полученных, а также соответствующие им данные по пигментам в расчете на единицы $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}^2$.

Характеристика растений разных таксонов и экологических групп

Изучены следующие кустарники и кустарнички (19 видов).

E r i c a c e a e: *Andromeda polifolia* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Harimanella hypnoides* (L.) Cov., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.; *Empetraceae*: *Empetrum hermaphroditum* Hager.; *Diapensiaceae*: *Diapensia lapponica* L.; *Caprifoliaceae*: *Linnaea borealis* L.; *Betulaceae*: *Betula nana* L.; *Salicaceae*: *Salix glauca* L., *S. polaris* Wahlenb., *S. reticulata* L.; *Rosaceae*: *Dryas octopetala* L.s.l., *Sibbaldia procumbens* L.

Эти виды принадлежат к 7 семействам. Самое многочисленное семейство — вересковых, оно представлено 10 видами, а семейства водяниковых, диапенсиновых, жимолостных и березовых — лишь 1 видом каждое. Наличие резко обособленных таксономических единиц, не имеющих близких сородичей, — одна из характерных особенностей тундровой растительности (Юрцев, 1966).

Экотопологические группы кустарничков, пигментные и структурные характеристики среднего для популяции вида листа и значения его площади представлены в табл. 1. Все последующие таблицы и рисунки построены на основе цифрового материала табл. 1.

Изученные виды относятся к 3 разным феноритмотипам: вечнозеленые (10 видов), листопадные или летнезеленые (7 видов), летнезимнезеленые (2 вида).

Согласно классификации жизненных форм Раункиера (Raunkiaer, 1934), эти виды представляют собой весьма однородную группу кустарничков-хамефитов или хамефитов-геофитов. Лишь сиббальдия — единственный гемикриптофит, а 2 изученных кустарника — нанофанерофиты. По классификации И.Г.Серебрякова (1955), изученные кустарнички представляют собой 3 группы экобиоморф, различающиеся по такому признаку, как форма (направление) роста побегов; простратные (шпалерные), гемипростратные и ортотропные (прямостоячие).

Среди изученных видов представлены разнообразные географические элементы: арктоальпийские виды — 7; арктический — 1 (гариманелла моховидная); гипоарктические — 4; бореальные — 4; остальные 3 вида переходного типа (2 арктобореальномонтанных и 1 гипоарктомонтанный).

² Площадь листа у всех видов мы определяли как его проекцию на плоскость, т.е. учитывали лишь ту площадь, которая непосредственно поглощает свет, без учета загнутой краев (*Andromeda polifolia*) или изолатерального строения листовой пластинки (*Harimanella hypnoides*, *Phyllodoce coerulea*, *Empetrum hermaphroditum*). В последнем случае, по данным некоторых авторов, площадь проекции листа на плоскость удваивается.

ТАБЛИЦА 1

Структурные и пигментные характеристики листа у растений разных экотопологических групп (для каждого вида приведены данные, соответствующие максимальному накоплению пигментов в единице сырой массы листа; выборка произведена из 6—12 определений)

Условия место-обитания		Вод-ный режим	Виды	Характеристики видов			Характеристики листа (среднего для локальной популяции)				
				фено-рит-мотип	форма роста	геогра-фиче-ские элемен-ты	элементы структуры листа			пло-щадь, см ²	
							H ₂ O, %	УППЛ _{сух} , г/дм ²	УППЛ _{сыр} , г/дм ²		
Сухие	хионофобы	физическая сухость	<i>Diapensia lap-ponica</i>	ВЗ	ПР-ОТ	АА	50	—	—	—	
			<i>Loiseleuria pro-cumbens</i>	ВЗ	ПР	АА	50	2.2	4.4	0.08	
			<i>Dryas octopetala</i>	ЛЗЗ	ПР	АА	61	1.4	3.6	0.62	
	гемихионофобы-а		<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	ВЗ	ПР	Б	52	1.9	4.1	0.80	
			<i>Empetrum her-maphroditum</i>	ВЗ	ГПР	ГА	60	1.3	3.3	0.045	
			<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	ВЗ	ОТ	АБМ	57	1.7	4.0	0.80	
			<i>Calluna vulgaris</i>	ВЗ	ГПР	Б	57	—	—	—	
			<i>Phyllodoce coe-rulea</i>	ВЗ	ГПР	АА	60	0.84	2.1	0.11	
			гемихио-нофобы-б	благоприятный водный режим	<i>Arctous alpina</i>	Л	ПР	ГАМ	69	0.67	2.1
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Л			ГПР	АБМ	62	0.71	1.9	1.20	
<i>Salix glauca</i>	Л	ГПР			ГАМ	66	0.81	2.4	3.90		
<i>Linnaea borealis</i>	ВЗ	ПР			Б	72	0.51	1.8	0.41		
Сырые	гемихионофилы	<i>Betula nana</i> *	Л		ГПР	ГА	66	0.52	1.5	2.00	
			Л		ГПР	ГА	61	0.80	2.0	0.49	
		<i>Vaccinium myrtillus</i>	Л		ОТ	Б	68	0.43	1.4	0.93	
		<i>Sibbaldia procumbens</i>	ЛЗЗ		ПР	АА	74	0.40	1.5	3.60	
		<i>Salix polaris</i> *	Л		ПР	АА	75	0.47	1.9	1.30	
			Л		ПР	АА	72	0.56	1.9	1.20	
		<i>Salix reticulata</i>	Л		ПР	АА	71	0.57	1.9	3.90	
		хионо-филы	избыточ-ное ув-лажнение		<i>Harimanella hypnoides</i>	ВЗ	ГПР	А	47	1.0	1.9
				<i>Andromeda polifolia</i>	ВЗ	ОТ	ГА	56	1.1	2.4	0.33

Примечание. Феноритмотипы: ВЗ — вечнозеленые, Л — листопадные, ЛЗЗ — летнезисимые. Форма роста: ОТ — ортотропные, ГПР — гемипростратные, ПР — простратные. Географические элементы: АА — арктоальпийский, А — арктический, ГА — гипоарктический, Б — бореальный, АБМ — арктобореально-монтажный, ГАМ — гипоаркто-монтажный. Элементы структуры листа: УППЛ_{сух} — удельная поверхностная плотность сухого листа, УППЛ_{сыр} — удельная поверхностная плотность сырого листа. Пигментные характеристики: М_{сыр} — содержание пигментов в расчете на единицу сырой массы; М_{сух} — содержание пигментов в расчете на единицу сухой массы; S_л — содержание пигментов в расчете на единицу площади листа. Из двух предполагаемых значений максимума полужирным выделены те, которые были использованы при анализе результатов.

Пигментные характеристики											
$M_{\text{сыр}}, \text{ мг/г}$				$M_{\text{сух}}, \text{ мг/г}$				$S_{\text{д}}, \text{ мг/дм}^2$			
хлоро- филл	ксан- тофиллы	каро- тин	каро- тиноиды	хлоро- филл	ксан- тофиллы	каро- тин	каро- тиноиды	хлоро- филл	ксан- тофиллы	каро- тин	каро- тиноиды
0.9	0.11	0.04	0.15	1.8	0.22	0.07	0.29	—	—	—	—
1.5	0.17	0.08	0.25	3.0	0.34	0.14	0.48	6.6	0.74	0.32	1.0
2.3	0.29	0.10	0.39	5.9	0.74	0.26	1.0	8.2	1.04	0.36	1.4
1.1	0.11	0.03	0.14	2.3	0.25	0.07	0.32	4.5	0.48	0.14	0.62
1.4	0.15	0.06	0.21	3.5	0.40	0.14	0.54	4.6	0.52	0.18	0.70
1.5	0.17	0.06	0.23	3.5	0.40	0.14	0.54	6.0	0.69	0.24	0.93
1.7	0.23	0.06	0.29	3.9	0.55	0.13	0.68	—	—	—	—
1.8	0.24	0.07	0.31	4.5	0.61	0.18	0.79	3.8	0.52	0.14	0.66
1.7	0.27	0.07	0.34	5.4	0.82	0.23	1.05	3.6	0.55	0.15	0.70
2.2	0.29	0.09	0.38	5.8	0.77	0.24	1.0	4.1	0.55	0.17	0.72
2.4	0.24	0.09	0.33	7.0	0.69	0.25	0.97	5.7	0.56	0.22	0.78
2.1	0.23	0.08	0.31	7.5	0.80	0.28	1.18	3.8	0.41	0.14	0.55
2.8	0.30	0.11	0.41	8.2	0.86	0.31	1.17	4.3	0.45	0.16	0.61
2.4	0.32	0.13	0.45	6.2	0.81	0.44	1.2	4.9	0.65	0.27	0.92
2.5	0.32	0.10	0.42	7.9	1.04	0.32	1.36	3.4	0.45	0.14	0.59
2.2	0.24	0.09	0.33	8.5	0.90	0.34	1.24	3.3	0.36	0.13	0.50
2.0	0.29	0.10	0.39	8.0	1.17	0.40	1.57	3.8	0.55	0.19	0.74
1.9	0.28	0.10	0.38	6.7	0.99	0.36	1.3	3.8	0.56	0.20	0.76
1.8	0.23	0.08	0.31	6.1	0.76	0.25	1.0	3.5	0.44	0.15	0.59
2.4	0.28	0.11	0.39	4.5	0.54	0.21	0.75	4.6	0.54	0.21	0.75
2.1	0.28	0.08	0.36	4.8	0.61	0.19	0.80	5.1	0.67	0.21	0.88

Представляется важным понять, благодаря чему — разнообразию ли географических элементов и биоморф или разным ритмотипам — кустарнички оказались способными занять активные позиции на самых контрастных экотопках — от сухих щебнистых до альпийских лужаек, а также на переходных между ними. Известно, что распределение видов в горной тундре определяется условиями перезимовки, поэтому в основе классификации условий местообитания часто используют такой показатель, как глубина снежного покрова (Толмачев, 1939; Александрова, 1961). Мы использовали косвенные ориентиры этой классификации — орографические условия, определяющие вместе с направлением господствующего ветра распределение снежного покрова и его глубину. Геоморфологические условия являются достаточно четким ориентиром, их разнообразие обуславливает чрезвычайную пестроту экологических режимов в горной тундре — степень увлажнения, интенсивность почвообразовательных процессов, радиационно-тепловой режим.

Изученные виды распределяются по следующим группам (табл. 1). Хионофобы — виды, наиболее устойчивые к заморозкам, ветрам и физической сухости почв, способные к внеценозному существованию; гемихионофобы-а — виды, реже страдающие от физической сухости почв; гемихионофобы-б — виды хорошо дренированных местообитаний. Хионофобы и гемихионофобы тяготеют к положительным формам рельефа и к переходным — в верхней и средней частях горно-тундрового пояса. Они имеют простратную и гемипростратную формы роста побегов, поэтому способны к перезимовке под тонким слоем снега, освобождаются от него первыми в начале вегетации. Они обитают на кислых, выщелоченных олиготрофных почвах благодаря способности к микотрофному питанию (Юрцев, 1966). Другие 2 группы — гемихионофилы и хионофилы — растения соответственно сырых и избыточно увлажненных мест (табл. 1), встречаются на отрицательных формах рельефа (ложбины стока, близ снежников), где произрастают на относительно более богатых почвах, так как в депрессиях рельефа скапливается приносимый талыми водами мелкозем. Эти растения значительно позднее, чем хионофобы, высвобождаются из-под глубокого слоя снега.

Следует учитывать, что хионофилы страдают от избыточной, но не всегда доступной влаги³ так же, как хионофобы — от ее дефицита.

В порядке нарастания степени экологического стресса, вызванного теми или иными нарушениями водного режима или дефицитом доступных минеральных солей в почве, выделенные группы видов образуют следующий ряд: гемихионофилы, гемихионофобы-б, хионофилы, гемихионофобы-а, хионофобы.

Результаты

Прежде всего мы исследовали соотношения между собой пигментных характеристик у близкородственных видов одинакового и разного феноритмотипов, сходной и разной экологии, имеющих близкие и разные структурные характеристики листа (табл. 2). Выяснилось, что у родственных видов сходного феноритмотипа наблюдаются весьма близкие значения содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, причем в разных семействах — на уровне таксонов разного ранга: в сем. *Salicaceae* — у видов одного рода, в сем. *Ericaceae* — у видов одной трибы, а в сем. *Rosaceae* сходство наблюдается в пределах подсемейства у представителей разных триб. Примечательно, что указанное выше явление наблюдается не только у экологически близких видов (*Salix reticulata* и *S. polaris*), но и у контрастных. У разных по экологии родственных видов одинакового

³ Поскольку регуляция роста происходит на уровне морфогенеза, разные стрессовые факторы могут влиять на возникновение у видов сходных структурных особенностей (Фрей, Фрей, 1984). Так, типичные признаки ксероморфной структуры могут быть обусловлены как дефицитом влаги, так и ее избытком (Lundkvist, 1955), а также недостатком азота (Mothes, 1932).

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла и характеристики листа родственных видов

Виды	Экологическая характеристика		Хлоро- филл $M_{сыр}$, мг/г	Во- да, %	Хлоро- филл $M_{сух}$, мг/г	УППЛ _{сух} , г/дм ²	Хлоро- филл $S_{л}$, мг/дм ²	УППП _{сыр} , г/дм ²
	отношение к глубине снежного покрова	фено- ритм- тип						
Сем. <i>Ericaceae</i>								
Подсем. <i>Rhododendroideae</i>								
Триба <i>Phyllodoceae</i>								
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Хионофоб	ВЗ	1.5	50	3.0	2.2	6.6	4.4
<i>Phyllodoce coerulea</i>	Гемихионофоб-а	ВЗ	1.8	60	4.5	0.84	3.8	2.1
Подсем. <i>Vacciniodeae</i>								
Триба <i>Cassiopeae</i>								
<i>Harimanella hypnoides</i>	Хионофил	ВЗ	2.4	47	4.5	1.0	4.6	1.9
<i>Andromeda polifolia</i>	»	ВЗ	2.1	56	4.8	1.1	5.1	2.4
Триба <i>Vacciniaceae</i>								
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Гемихионофоб-а	ВЗ	1.5	57	3.5	1.7	6.0	4.0
<i>V. uliginosum</i>	Гемихионофоб-б	Л	2.2	62	5.8	0.71	4.1	1.9
<i>V. myrtillus</i>	Гемихионофил	Л	2.5	68	7.9	0.43	3.4	1.4
Триба <i>Arbuteae</i>								
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Гемихионофоб-а	ВЗ	1.1	52	2.3	1.9	4.5	4.1
<i>Arctous alpina</i>	Гемихионофоб-б	Л	1.7	69	5.4	0.67	3.6	2.1
Сем. <i>Salicaceae</i>								
<i>Salix glauca</i>	Гемихионофоб-б	Л	2.4	66	7.0	0.81	5.7	2.4
<i>S. reticulata</i>	Гемихионофил	Л	1.8	71	6.1	0.57	3.5	1.9
<i>S. polaris</i>	»	ЛЛ	1.9	72	6.7	0.56	3.8	1.9
Сем. <i>Rosaceae</i>								
Подсем. <i>Rosoidea</i>								
Триба <i>Dryadeae</i>								
<i>Dryas octopetala</i>	Хионофоб	ЛЗЗ	2.3	61	5.9	1.4	8.2	3.6
Триба <i>Roseae</i>								
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Гемихионофил	ЛЗЗ	2.2	74	8.5	0.41	3.5	1.6

феноритмотипа наблюдается одна и та же зависимость: чем суше и плотнее лист, тем меньше в нем хлорофилла в расчете на $M_{сух}$ и больше в расчете на $S_{л}$ (ср. *Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum* и *V. myrtillus*, *Dryas octopetala* и *Sibbaldia procumbens*) (табл. 2). Последние 2 вида особенно контрастны как по экологии, так и по указанным выше пигментным характеристикам. У экотопологически сходных видов (*Andromeda polifolia* и *Harimanella hypnoides*, *Salix reticulata* и *S. polaris*) листья сходны по плотности и по значению содержания хлорофилла, полученному при всех способах расчета.

Следует заметить, что если близкородственные виды (к примеру, одной трибы) относятся к разным феноритмотипам, то вечнозеленые виды, имеющие более плотный и сухой лист, содержат хлорофилла в расчете не только на $M_{сух}$, но и на $M_{сыр}$ меньше, а на $S_{л}$ — больше, чем листопадные.

Сходные по феноритмотипу и условиям местообитания, но весьма далекие по родству *Vaccinium vitis-idaea* и *Loiseleuria procumbens*, относящиеся к разным под-

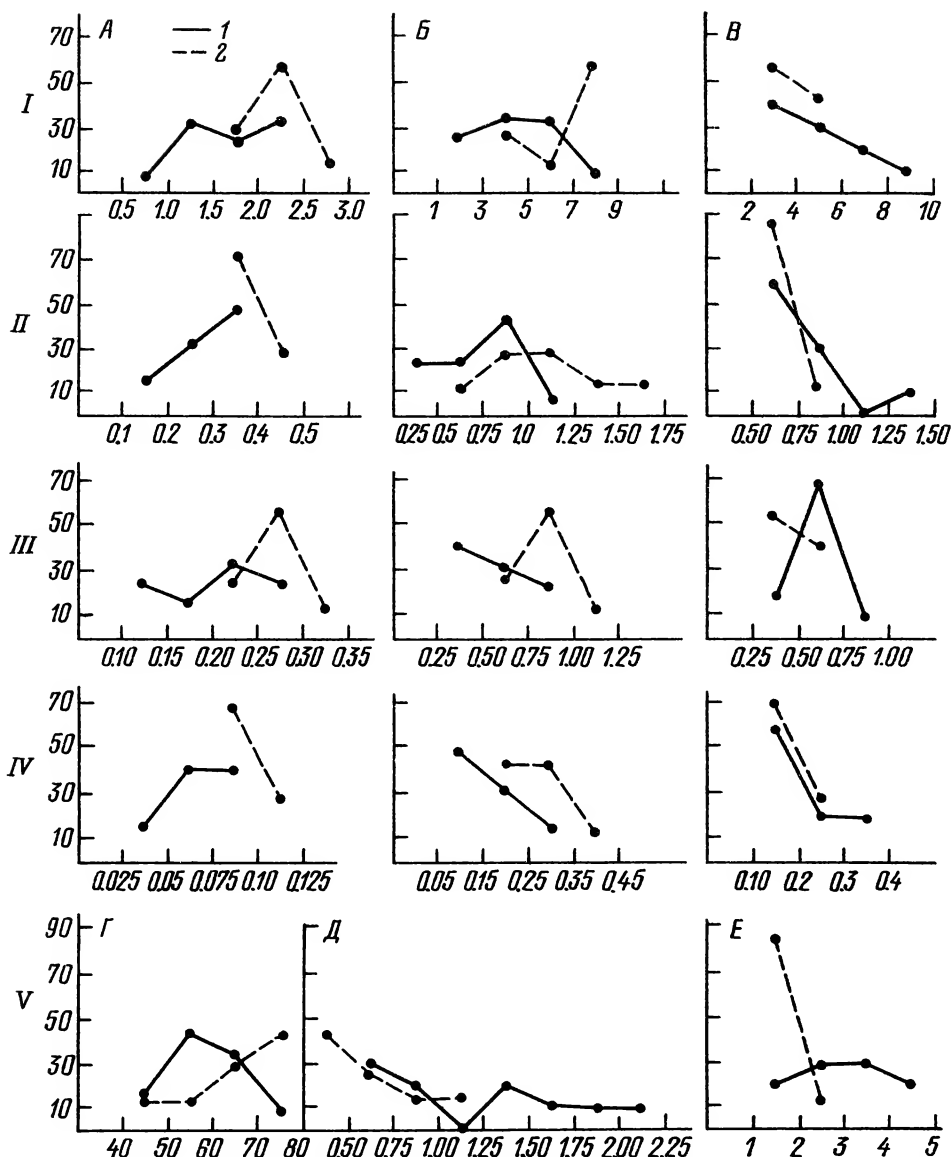


Рис. 1. Распределение видов растений сухих (1) и сырых (2) местообитаний по группам разных диапазонов пигментных и структурных характеристик листа.

I—IV — пигменты: I — хлорофилл, II — каротиноиды (ксантофиллы и каротин), III — ксантофиллы, IV — каротин; V — структурные характеристики листа: Γ — содержание воды в листьях, %; Д — УППЛ_{сух}, г/дм²; Е — УППЛ_{сыр}, г/дм²; А, Б, В — способы расчета содержания пигментов (табл. 1) на: А — $M_{сыр}$, мг/г; Б — $M_{сух}$, мг/г; В — $S_{л}$, мг/дм². По оси абсцисс — диапазоны представленных характеристик; по оси ординат — встречаемость видов, % (за 100% принято число видов в группах).

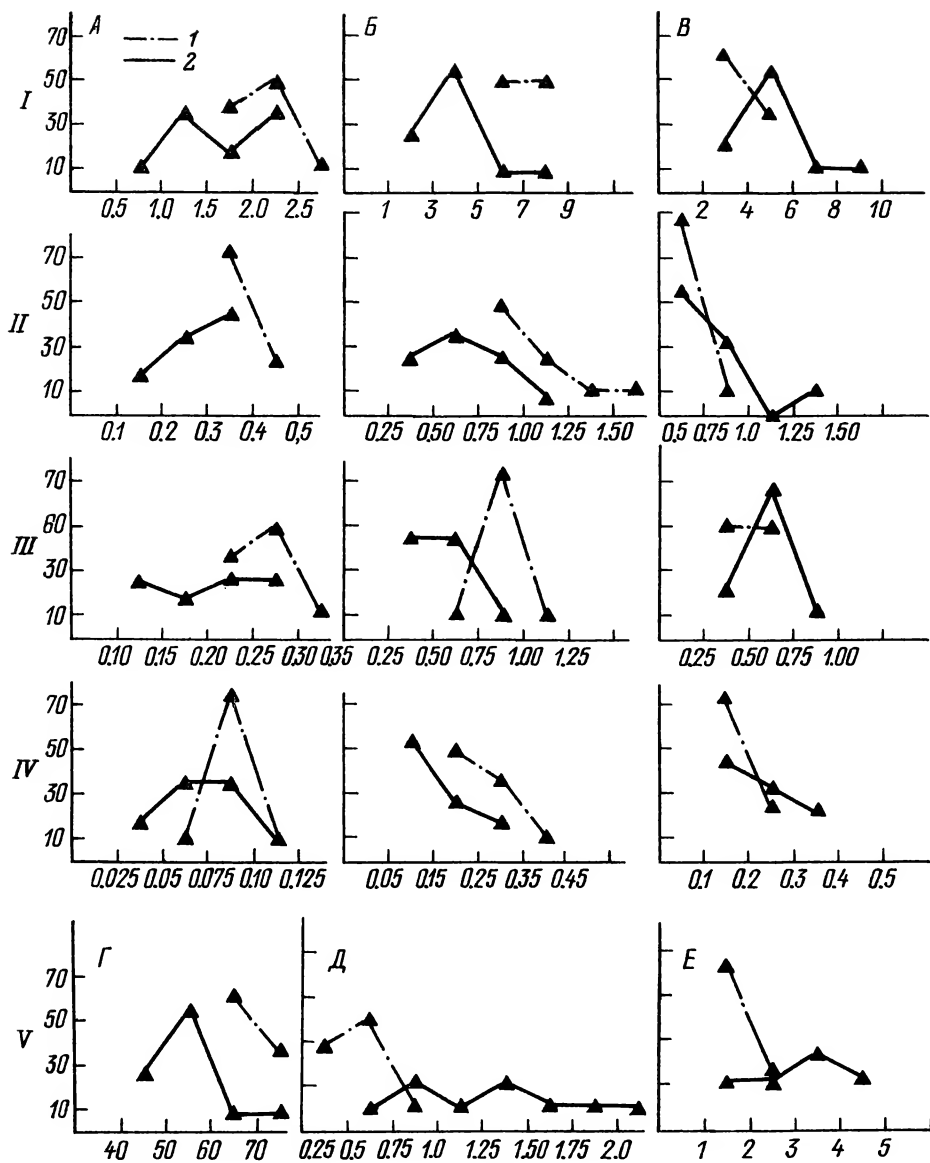


Рис. 2. Распределение листопадных (1) и вечнозеленых (2) видов по группам разных диапазонов пигментных и структурных характеристик листа.

Обозначения те же, что и на рис. 1. П р и м е ч а н и е. Летнезимнезеленый вид *Dryas octopetala* присоединен к вечнозеленым видам, а летнезимнезеленый вид *Sibbaldia procumbens* — к листопадным на основании их биологических особенностей (по продолжительности жизни листьев).

семействам сем. *Ericaceae*, имеют сходное содержание хлорофилла при разных способах расчета. Следовательно, предполагается близость пигментных характеристик и в группах экологически сходных видов, не имеющих близкого таксономического родства.

На рис. 1 и 2 представлены в виде графиков данные табл. 1 с учетом процента встречаемости видов (за 100% принимается число видов в сравниваемых группах).

В группах вечнозеленых кустарничков (рис. 2, 2) и растений сухих местообитаний (рис. 1, 1), для которых характерен ксероморфный лист (мелкий, сухой и плотный), диапазон содержания в листе разных пигментных фракций сдвинут, как правило, в сторону меньших значений при расчете на единицу массы и в сторону больших значений при расчете на единицу площади листа по сравнению с группами соответственно листопадных кустарничков (рис. 2, 1) и видов растений сырых местообитаний (рис. 1, 2), которым свойственны более крупные мезоморфные листья.

Таким образом, при сравнении экологических групп отмечается такой же характер взаимосвязи между содержанием пигментов и структурными особенностями листа, как при сравнении близкородственных видов.

При сравнении рис. 1 и 2 обнаружено их значительное сходство. Лишь при расчете пигментов на $M_{\text{сух}}$ (рис. 1, Б; 2, Б) различия по содержанию хлорофилла и суммы каротиноидов выражены сильнее при сравнении ритмологических групп, между которыми и разница по содержанию воды в листе выражена более отчетливо, чем при сравнении экотопологических групп. Сходство рис. 1 и 2 не случайно: растения сухих местообитаний — преимущественно вечнозеленые виды, а сырых — в основном листопадные (табл. 1).

Чтобы выявить влияние собственно феноритмотипа на содержание пигментов в листьях тундровых кустарничков, целесообразно сравнивать ритмологические группы в пределах сухих и сырых местообитаний в отдельности, что позволит также сравнивать виды разных местообитаний в пределах однородных ритмологических групп (табл. 3). При этом хорошо просматривается экотопологическая неоднородность ритмологических групп. Вечнозеленые виды сухих местообитаний, периодически существующие в условиях физической сухости почв, образующихся на положительных формах рельефа в верхней и средней частях склонов горно-тундрового пояса, имеют более ксероморфные листья, чем вечнозеленые виды избыточно увлажненных мест, растущие около снежников в депрессиях рельефа. Это проявляется в более высоких значениях УППЛ и заметно меньшем содержании хлорофилла в расчете как на $M_{\text{сыр}}$, так и на $M_{\text{сух}}$.

Листья листопадных видов умеренно сухих местообитаний средней части пояса также отличаются более высокими значениями УППЛ и заметно меньшим значением содержания пигментов в расчете на $M_{\text{сух}}$, чем листопадные виды сырых местообитаний.

Следует заметить, что по содержанию воды в листьях и по содержанию хлорофилла в расчете на $S_{\text{л}}$ экотопологические группы одного феноритмотипа имеют близкие диапазоны значений.

При сравнении же растений разных феноритмотипов в пределах сухих или сырых местообитаний отчетливо выявляются различия по всем характеристикам листа. При этом вечнозеленые виды сухих местообитаний имеют меньшие значения пигментов в расчете на $M_{\text{сыр}}$ и $M_{\text{сух}}$, чем листопадные виды умеренно сухих местообитаний, а вечнозеленые виды избыточно увлажненных мест имеют меньшее содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и большее в расчете на $S_{\text{л}}$, чем листопадные виды умеренно сырых местообитаний.

Из вышеизложенного следует, что различия пигментных характеристик листа в пределах ритмологических групп обусловлены средой обитания. При четкой дифференциации видов по экотопам становится очевидно, что с ростом напряженности экологического режима листопадные виды сменяются вечнозелеными;

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла и характеристики листа у растений разных феноритмов и разных условий местообитания

Ритмологические группы и их видовой состав	Содержание хлорофилла в расчете на единицу массы и площади листа				Характеристики листа		
	$M_{\text{сыр}}$, мг/г	$M_{\text{сух}}$, мг/г	S_L , мг/дм ²	площадь, см ²	содержание воды, %	УПЦЛ, г/дм ²	
						сухого	сырого
Растения сухих местообитаний (хионофобы и гемихионофобы)							
Вечнозеленые <i>Diapensia lapponica</i> , <i>Loiseleuria procumbens</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Phyllocladus coerulea</i>	0.9—1.8	1.8—4.5	3.8—6.6	0.045—0.8	50—60	0.84—2.2	2.1—4.4
Листопадные <i>Arctous alpina</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Salix glauca</i>	1.7—2.4	5.4—7.0	3.6—4.7	1.2—3.9	62—69	0.67—0.81	1.9—2.4
Растения сырых местообитаний (хионофилы и гемихионофилы)							
Вечнозеленые <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Harimella hypnoides</i>	2.1—2.4	4.5—4.8	4.6—5.1	0.008—0.33	47—56	1.0—1.1	1.9—2.4
Листопадные <i>Salix reticulata</i> , <i>S. polaris</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Betula nana</i>	2.0—2.8	7.9—8.5	3.4—4.3	0.93—3.9	66—75	0.43—0.57	1.4—1.9

при этом увеличивается ксероморфизация листа, сопровождающаяся уменьшением пигментов в единице массы.

Наиболее существенные различия выявляются по УППЛ и содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$.

Таким образом, именно с помощью этих характеристик листа можно в наибольшей степени выявить экологологическую неоднородность ритмологических групп. Их следует квалифицировать как чувствительные экологические индикаторы, способные отражать меру напряженности экологического режима, складывающейся в различных экотопах горно-тундрового ландшафта.

Расположив группы растений, приведенные в табл. 3, по порядку уменьшения в их листьях содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$, чему соответствует также последовательное увеличение УППЛ, мы получаем следующий ряд: листопадные виды сырых местообитаний — гемихионофилы; листопадные виды умеренно сухих местообитаний — гемихионофобы-б; вечнозеленые виды избыточно увлажненных местообитаний — хионофилы; вечнозеленые виды сухих и очень сухих местообитаний — гемихионофобы-а и хионофобы. Этот ряд, как уже указывалось выше, соответствует постепенному росту напряженности экологических факторов.

Следующая задача состояла в том, чтобы выяснить, насколько тесной и взаимообусловленной является связь между пигментными и структурными характеристиками листа, и в первую очередь между хлорофиллом в расчете на $M_{\text{сух}}$ и величиной УППЛ в разных группах видов. Для этого сопоставлялись пигментные и структурные характеристики в экологологических и ритмологических группах видов (табл. 4). Эти группы оказались неравноценными по характеру и степени взаимосвязи сопоставляемых величин. Так, наиболее тесная коррелятивная связь отмечается между пигментными и структурными характеристиками листа в группе гемихионофобов: из 9 вариантов она доказана в 7; наименьшая — в группе гемихионофилов, где она доказана лишь в одном случае, возможно, из-за малого числа видов. Но и при сравнении ритмологических групп более тесная коррелятивная связь между хлорофиллом и структурой листа отмечается в группе вечнозеленых видов по сравнению с листопадными: она доказана в 6 случаях у первых и только в 3 у вторых.

Если принять во внимание составленный выше ряд, то становится очевидным, что усиление напряженности экологического режима влечет за собой и усиление взаимосвязи между пигментными и структурными характеристиками листа. Наиболее ясно выражена эта связь между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и УППЛ: во-первых, эта корреляция обратного характера отмечается в большинстве (в 3 из 4) представленных групп; во-вторых, коэффициент именно этой корреляции имеет наиболее высокие значения в каждой из групп; в-третьих, в соответствии с выводом наиболее высокие значения коэффициента эта связь имеет в группах более напряженного экологического режима, гемихионофобов и вечнозеленых видов. Эти значения коэффициентов сопоставимы по своей величине с коэффициентами положительной корреляции между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и содержанием воды в листе, что свидетельствует об их взаимообусловленности. Экологическая обусловленность характера взаимосвязи между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и УППЛ не вызывает сомнения. Пропорционально содержанию хлорофилла у видов изменяется и содержание обеих фракций каротиноидов, ксантофилов и каротина (табл. 1), что делает излишним проведение отдельного экологического анализа по каротиноидам.

Представляло интерес выяснить, в какой мере разные пигментные фракции коррелируют между собой у видов растений разных экологических групп (табл. 5). Наиболее высокие коэффициенты корреляции при самом высоком уровне значимости получены в группе вечнозеленых видов, несколько сниженные — в группе гемихионофобов, но все же достаточно высокие и доказанные во всех

ТАБЛИЦА 4

Значения коэффициента корреляции между содержанием хлорофилла и структурными характеристиками листа

Содержание хлорофилла в расчете на единицу массы и площади листа	Структурные характеристики листа	Гемихionoфобы			Гемихionoфилы			Вечнозеленые			Листопадные		
		число видов	коэффи-циент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффи-циент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффи-циент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффи-циент корреляции	уровень значимости, %
$M_{\text{сыр}}$, мг/г	H_2O , %	9	0.68	95	5	-0.76	—	11	0.31	—	8	-0.42	—
	УПЦ _{сыр} , г/дм ²	8	-0.81	98	5	-0.22	—	9	-0.64	90	8	-0.14	—
	УПЦ _{л сыр} , г/дм ²	8	-0.79	98	5	-0.81	90	9	-0.68	95	8	0.45	—
$M_{\text{сух}}$, мг/г	H_2O , %	9	0.90	99.9	5	0.04	—	11	0.77	99	8	0.43	—
	УПЦ _{сух} , г/дм ²	8	-0.91	99	5	-0.78	—	9	-0.79	98	8	-0.71	95
	УПЦ _{л сыр} , г/дм ²	8	-0.84	99	5	-0.62	—	9	-0.67	95	8	-0.62	90
$S_{\text{л}}$, мг/дм ²	H_2O , %	9	-0.36	—	5	-0.47	—	11	-0.18	—	8	-50	—
	УПЦ _{сух} , г/дм ²	8	0.53	—	5	0.47	—	9	0.55	—	8	0.74	95
	УПЦ _{л сыр} , г/дм ²	8	0.81	98	5	0.04	—	9	0.61	90	8	0.06	—

Примечание. Хионофобы и хионофилы не рассматриваются ввиду малочисленности этих групп. «—» — корреляция не доказана.

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты корреляции между пигментными фракциями

Способы расчета	Пигментные фракции	Гемиксанофобы			Гемиксанофилы			Венусозеленые			Листопадные		
		число выдов	коэффи- циент корре- ляции	уровень значи- мости, %	чис- ло выдов	коэффи- циент корре- ляции	уровень значи- мости, %	число выдов	коэффи- циент корре- ляции	уровень значи- мости, %	число выдов	коэффи- циент корре- ляции	уровень значи- мости, %
На $M_{\text{св}}$, мг/г	Хлорофилл	9	0.91	99.9	5	0.75	—	11	0.97	99.9	8	0.79	98
	»	9	0.80	99	5	0.69	—	11	0.96	99.9	8	0.70	95
	»	9	0.95	99.9	5	0.84	90	11	0.91	99.9	8	0.89	99
На $M_{\text{сх}}$, мг/г	Ксантофиллы	9	0.83	99	5	0.85	90	11	0.85	99.9	8	0.64	90
	Хлорофилл	9	0.95	99.9	5	0.57	—	11	0.98	99.9	8	0.78	98
	»	9	0.88	99	5	0.50	—	11	0.97	99.9	8	0.70	95
На $S_{\text{л}}$, мг/дм ²	»	9	0.97	99.9	5	0.71	—	11	0.96	99.9	8	0.82	99
	Ксантофиллы	9	0.93	99.9	5	0.89	95	11	0.94	99.9	8	0.85	99
	Хлорофилл	8	0.82	99	5	0.47	—	9	0.97	99.9	8	0.53	—
	»	8	0.68	95	5	0.44	—	9	0.96	99.9	8	0.51	—
	»	8	0.92	99.9	5	0.59	—	9	0.96	99.9	8	0.62	—
	Ксантофиллы	8	0.81	99	5	0.93	95	9	0.93	99.9	8	0.77	95

Примечание. «—» — корреляция не доказана.

случаях. Иная картина складывается у листопадных видов и гемихионофилов. У этих растений корреляция доказана при всех способах расчета лишь между каротином и ксантофиллами. У листопадных видов отсутствует корреляция между хлорофиллом и каротиноидами только при расчете пигментов на S_L , а у гемихионофилов она имеет место в 4 вариантах из 12. Таким образом, и здесь тесная корреляция между отдельными пигментными фракциями отмечается в группах видов, обитающих в условиях более сильного стресса, — у вечнозеленых видов и гемихионофобов.

Наличие тесной корреляции между каротином и ксантофиллами, выполняющими, как известно, соответственно защитную и светособирательную функции (Krinsky, 1971), является, по всей вероятности, результатом более тесного сопряжения путей их биосинтеза, чем хлорофилла и каротиноидов. Ведь усиление одной из этих функций связано с ослаблением другой, поэтому строгое количественное соответствие между ними — обязательное условие для эффективного осуществления каждой.

Таким образом, мы установили, что пигментные характеристики являются экологически значимыми, зависящими от условий местообитания и феноритмотипа.

Однако экологические признаки вида определяются не только условиями его местообитания и феноритмотипом, но и жизненной формой (биоморфой), и ареалом.

Для выяснения пределов экологической чувствительности пигментных характеристик листа мы сопоставили по содержанию пигментов в листьях разные группы биоморф (рис. 3) и группы видов, относящиеся к разным ареалам (рис. 4). Сравнимые группы крайне неравноценны. По численности лидирует группа простратных кустарничков, которая представляет собой типичную для тундры группу арктоальпийцев. Доминирующие группы, как видно из рис. 3 и 4, по средним значениям пигментных характеристик не имеют достоверных отличий от других групп кустарничков. Достоверные различия по содержанию хлорофилла в расчете на M листа отмечаются лишь между кустарниками и кустарничками, т.е. между нанофанерофитами и хамефитами (рис. 3). Эти различия сохраняются и в том случае, если кустарники, включающие в себя лишь листопадные виды, сравниваются только с листопадными кустарничками. Более высокое содержание хлорофилла в листьях кустарников по сравнению с кустарничками, возможно, связано с лучшими условиями их жизнеобеспечения (большей площадью, занимаемой корневой системой), а также является, вероятно, и результатом взаимозатенения листьев, отсутствующего у простратных кустарничков.

Отсутствие различий по содержанию хлорофилла между группами видов кустарничков, представляющих разные биоморфы или разные географические элементы, можно объяснить следующим образом. Во-первых, несмотря на разное происхождение кустарничков, все они пришли в тундру, будучи более или менее преадаптированными. Так, по данным разных авторов, представленным в обзорах (Сенянинова-Корчагина, 1956; Юрцев, 1966), происхождение тундровых кустарничков связано с южными высокогорьями, гольцами, пустошами океанических побережий, болотами бореальной зоны, т.е. в целом с олиготрофными местообитаниями. Поэтому диапазоны различий экотопологически обусловленных пигментных характеристик в группах не могут быть широкими, а группы не могут существенно различаться между собой. Во-вторых, каждая из групп включает в себя виды разных экотопов, что и приводит к выравнивающему эффекту при усреднении данных по пигментам.

Экологический анализ содержания пигментов в листьях тундровых растений был бы неполным без рассмотрения взаимосвязи между содержанием пигментов в целом листе и его морфометрическими характеристиками, среди которых особый интерес представляет площадь листа — один из наиболее вариабельных адаптивных признаков. Из табл. 4 видно, что вечнозеленые и листопадные виды

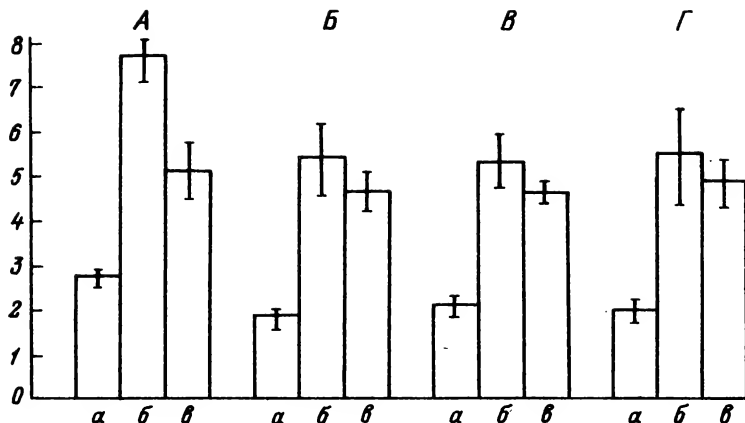


Рис. 3. Содержание хлорофилла в группах горно-тундровых растений, представляющих разные биоморфы.

По горизонтали: А — кустарнички; Б—Г — кустарнички; А — гемипростратные аэроксилные кустарнички (*Salix glauca*, *Betula nana*); Б — простратные аэроксилные кустарнички (*Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Linnaea borealis*, *Harimanella hypnoides*, *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*, *Sibbaldia procumbens*, *Arctous alpina*) и геоксилный (*Salix polaris*); В — гемипростратные аэроксилные кустарнички (*Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum*); Г — ортотропные геоксилные кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium myrtillus*). По вертикали — содержание хлорофилла, мг на разные единицы расчета: а — $M_{сыр}$; б — $M_{сух}$; в — S_L .

имеют неперекрывающиеся диапазоны значений среднего из исходной пробы листа. Значительно мельче ксероморфные листья вечнозеленых видов, испытывающие в большей мере, чем листопадные, стрессовое воздействие среды. Широкий диапазон варьирования площади листа у этих видов составляет 2 порядка, что согласуется с более широким, чем у листопадных видов, диапазоном структурных и пигментных характеристик листа (рис. 2; табл. 4). Как видно из табл. 4 и рис. 2, характеристики листа листопадных видов уже, а диапазон значений площади листа лишь 4-кратный.

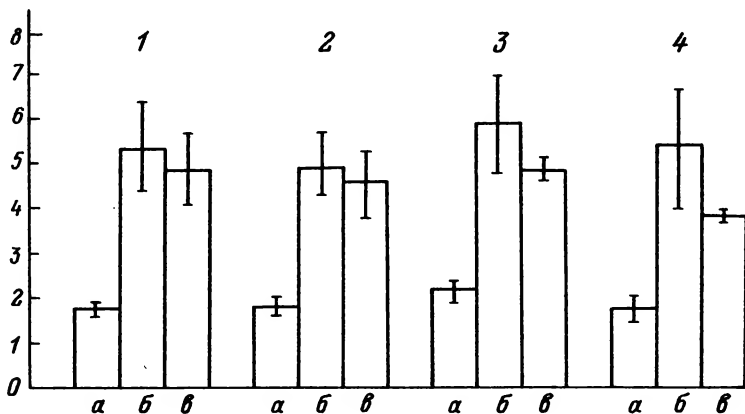


Рис. 4. Содержание хлорофилла в группах горно-тундровых растений, представляющих разные географические элементы.

Геоэлементы: 1 — арктоальпийский (*Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica*, *Phyllodoce coerulea*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *Sibbaldia procumbens*); 2 — переходный (гипоарктомонотанный и арктобореальномонотанный) (*Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*); 3 — гипоарктический (*Empetrum hermaphroditum*, *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Salix glauca*); 4 — бореальный (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

При анализе линейной регрессии, проведенном применительно к площади листа и абсолютному содержанию в нем пигментов, между этими величинами в группах вечнозеленых и листопадных видов выявлена тесная коррелятивная связь. Из табл. 6 и рис. 5 видно, что соотношение между сравниваемыми величинами приближается к функциональному. Уравнения линейной регрессии могут быть использованы для построения математических моделей экосистем, поскольку максимальное содержание пигментов тесно сопряжено с максимальным потенциальным фотосинтезом (Слемнев, 1986; Герасименко и др., 1989) и потому определяет потенциальные энергетические возможности тундрового биогеоценоза.

Обсуждение

Сопоставление данных по содержанию хлорофилла, ксантофиллов и каротина, рассчитанных на разные параметры листа ($M_{\text{сыр}}$, $M_{\text{сух}}$, $S_{\text{л}}$) у 19 видов горно-тундровых кустарничков Хибин, показало, что разные пигментные характеристики имеют неодинаковую экотопологическую изменчивость и в разной степени зависят от элементов структуры листа.

Такая характеристика, как содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$, является наиболее лабильной и экологически чувствительной при сравнении как родственных видов, так и видов, систематически далеких, в составе экологических групп, различающихся по условиям местообитания и феноритмотипу.

Снижение содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ происходит обратно пропорционально величине УППЛ в следующем ряду экотопологических и ритмологических групп видов: листопадные кустарнички и кустарники сырых местообитаний; листопадные виды хорошо дренированных местообитаний; вечнозеленые виды избыточно увлажненных местообитаний; вечнозеленые виды сухих местообитаний. Из приведенного ряда видно, что такое уменьшение пигментов вызвано нарастанием напряженности экологического режима, связанным с уменьшением в почве элементов минерального питания и с нарушениями водного режима на экотопах (дефицит или избыток влаги).

Диапазоны изменения этой пигментной характеристики в указанных группах не перекрываются между собой.

Экологическая отзывчивость такой величины, как содержание хлорофилла в единице площади листа, выражена достаточно отчетливо лишь в таксономических группах, в которых ее изменение, как правило, противоположно по направлению изменению содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$. В составе групп приведенного выше экологического ряда диапазоны по содержанию хлорофилла в единице площади листа довольно узки и перекрываются между собой. По-видимому, на распределение пигментов на площади листа накладывают определенный отпечаток не только экологические условия, но и видовые особенности морфоструктурной организации листа, отличающейся у вересковых большим разнообразием.

Противоположный характер изменений рассматриваемых выше пигментных характеристик является результатом того, что экологический градиент в условиях горной тундры приводит к ксероморфизации листа, вследствие чего возрастает величина УППЛ, лист уплотняется (за счет кутинизации, гемицеллюлоз, утолщения наружных оболочек эпидермы и, возможно, за счет скелетных элементов листа) и утолщается (Борисовская, Хитун, 1986; Горышина, 1989). Естественным следствием изменения состава сухой массы является снижение в ней доли тилакоидных мембран и концентрации пигментов, а результатом утолщения листа — увеличение пигментов в единице его площади. Утолщение листа таким образом как бы компенсирует уменьшение его площади; благодаря этому ассимиляционный аппарат либо полностью сохраняется, либо (в случае сильного уменьшения листа) редуцируется в меньшей степени, чем площадь ассимилирующей поверхности.

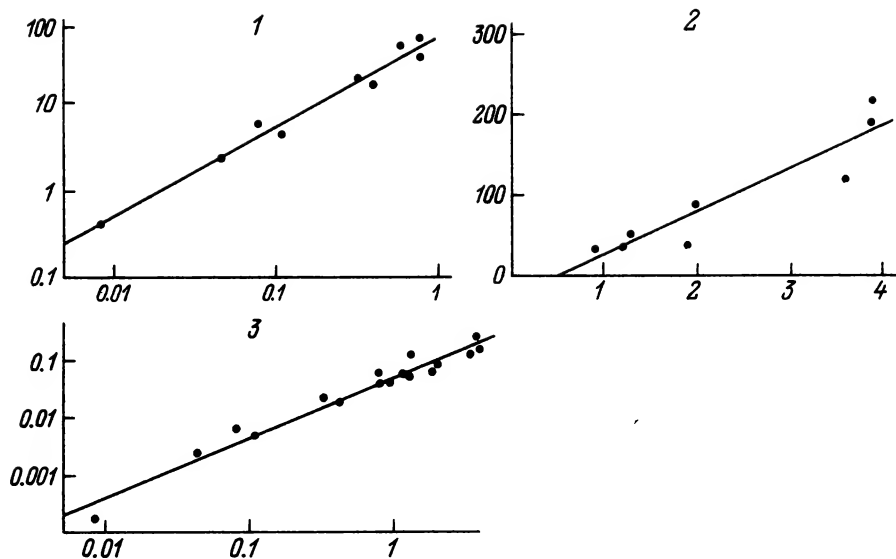


Рис. 5. Графики линейной регрессии, отражающие характер корреляции между площадью среднего (из исходной пробы) листа и абсолютным содержанием в нем хлорофилла в составе разных ритмологических групп.

1 — вечнозеленые, 2 — листопадные, 3 — все изученные виды (в целом). По осям абсцисс — площадь среднего для популяции взрослого листа, см²; по осям ординат: 1, 2 — содержание хлорофилла, мкг; 3 — сумма пигментов, мг.

ТАБЛИЦА 6

Результаты регрессионного анализа, выявляющего характер взаимосвязи между содержанием пигментов (y) в листе и его площадью (x)

Пигментные фракции	r	Уровень значимости, %	a	Стандартная ошибка a	b	Стандартная ошибка b	Остаточное стандартное отклонение	r ² •100, %	Критерий Фишера
Вечнозеленые кустарнички (ВЗ) (y = a + bx)									
Хлорофилл	0.94	99.9	-0.289	3.21	52.5	6.89	6.25	89.2	58.0
Ксантофиллы	0.95	99.9	-0.014	0.334	6.03	0.71	0.65	91.0	70.9
Каротин	0.94	99.9	-0.13	0.135	2.20	0.29	0.26	89.2	58.0
Хлорофилл	0.99	99.9	1.7	0.053	1.01	0.053	0.10	98.1	356.2
Ксантофиллы	0.99	99.9	0.77	0.05	1.0	0.050	0.09	98.3	406.4
Каротин	0.98	99.9	0.31	0.068	0.98	0.069	0.13	96.7	203.1
Листопадные кустарнички (Л) (y = a + bx)									
Хлорофилл	0.94	99.9	-32.6	22.1	55.1	8.43	28.1	87.7	42.7
Ксантофиллы	0.96	99.9	-2.85	1.79	6.23	0.68	2.3	93.3	83.4
Каротин	0.97	99.9	-1.45	0.63	2.40	0.24	0.8	94.4	100.3
Все изученные виды (lg y = a + lg bx)									
Сумма пигментов	0.98	99.9	-1.3	0.038	1.05	0.050	0.15	96.8	449.6

Примечание. x — значения проекции площади среднего для популяции листа на горизонтальную плоскость, представленные в табл. 1; y — содержание пигментов в целом листе, рассчитано на основании данных табл. 1; r — коэффициент корреляции; a — свободный член; b — тангенс угла наклона; r²•100 — процент объясненной дисперсии.

Экологическая изменчивость таких пигментных характеристик, как содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, показана ранее и в рамках видовой изменчивости при сравнении цено- и географических популяций (Корнюшенко, 1986, 1989). При этом особого внимания заслуживает тот факт, что, несмотря на значительный градиент условий местообитаний, содержание пигментов в единице сырой массы у сравниваемых популяций оказалось сходным. Это явилось подтверждением одного из основных положений Любименко (1916) о наследственной природе максимального для вида содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, отражающей условия формирования видов.

Консервативный характер наследуемой пигментной характеристики и лабильный двух других, связанных с модификационной изменчивостью вида, является красноречивой иллюстрацией к высказыванию В.Л. Комарова (1940 : 6) о том, что «вид подвижен, так как он единство противоположностей, наследственности и изменчивости». Поэтому особенно интересно узнать, в каком соотношении находятся между собой пигментные характеристики, рассчитанные на разные параметры листа в разных таксономических группах видов.

В настоящей работе показано, что родственные на уровнях рода (*Salix polaris* и *S. reticulata*), трибы (*Harimanella hypnoides* и *Andromeda polifolia*) и даже семейства (*Loiseleuria procumbens* и *Vaccinium vitis-idaea*) виды сходной экологии имеют близкие пигментные и структурные характеристики листа.

При сравнении экологически контрастных родственных видов, относящихся к разным феноритмотипам (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, *Arctostaphylos uva-ursi* и *Arctous alpina*), установлено, что все пигментные и структурные характеристики листа различаются между собой и тем сильнее, чем больше различаются виды по своим экотопологическим характеристикам: гемихионофоб и гемихионофил первой пары отличаются больше друг от друга, чем экологически более близкие виды — гемихионофоб-а и гемихионофоб-б второй пары.

Заслуживает особого внимания тот факт, что родственные виды разной экологии, но одинакового феноритмотипа (*Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum* и *V. myrtillus*, *Dryas octopetala* и *Sibbaldia procumbens*) заметно различались по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, но оказались близкими по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$. Учитывая информативную значимость разных пигментных характеристик (Корнюшенко, 1989), следует, по-видимому, предположить в этом случае дивергенцию видов, сформировавшихся в сходных условиях.

При сравнении содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ и $M_{\text{сух}}$ в составе экотопологических и ритмологических групп видов обнаружены в целом однонаправленный характер изменения и близость диапазонов обеих пигментных характеристик. Это, на наш взгляд, является свидетельством сходной адаптации видов к современным условиям местообитания, несмотря на большое разнообразие очагов происхождения и дифференциации (вечнозеленые леса, тропические высокогорья, безлесные формации — болота, каменистые вершины, склоны — пояса туманов гор теплоумеренных и субтропических стран) (Юрцев, 1966). Результатом такой адаптации для кустарничков обоих ритмотипов явились формирование у них жизненной формы хамефита, приспособленного к использованию тепла и зимнего снежного укрытия наиболее прогреваемых в тундре приземных местообитаний (Тихомиров, 1963), а также способность к микотрофному минеральному питанию (Metsavaino, 1931; Катенин, 1964; Юрцев, 1966). При этом все виды оказались под воздействием комплекса микроклиматических условий, градиент которых измеряется шкалой одного масштаба.

Обращает на себя внимание тот факт, что диапазон изменения содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$, отражающего, как показано в работе, градиент условий местообитания, у вечнозеленых кустарничков (3—4-кратный) более чем в 2 раза шире, чем у листопадных видов (1.5-кратный), представляющих собой весьма однородную группу. Эти разные диапазоны изменчивости содержания

хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ коррелируют с разной степенью плотности листьев, определяемой величиной УППЛ. У вечнозеленых видов, имеющих листья разной степени ксероморфности, шкала УППЛ шире и смещена в сторону более высоких величин, а у листопадных, имеющих мезоморфные листья, значения УППЛ ниже и выравнены по величине. В этих разных диапазонах изменчивости пигментных и структурных характеристик листа вечнозеленых и листопадных видов нашли свое отражение два разных направления адаптации кустарничков — противостояние стрессу (вечнозеленые) или уход от него (листопадные).

Отличительная особенность и выгодная преадаптация вечнозеленых кустарничков состояли в том, что в них сохранились наследственные признаки своих предков: вечнозеленость листа и чуждая климату севера замедленная ритмика развития — позднее цветение и позднее отрастание листьев текущего года (Сенянинова-Корчагина, 1956а). Избавленные от необходимости каждый год заново строить свой ассимиляционный аппарат, они благополучно реализуют свои онтогенетические циклы на олиготрофных местообитаниях, складывающихся в горной тундре на положительных формах рельефа. В ходе миграции к северу трансформация вечнозеленых кустарничков осуществлялась в направлении миниатюризации особей и ксероморфизации листа (Мазуренко, 1986). Последнее в сочетании с крупными межклетниками губчатой ткани, свойственными психрофитам⁴ (Яковлев, 1948), явились надежной защитой от физической и физиологической сухости холодных местообитаний.

Поскольку климатический стресс в горах является стимулом к адаптации и селективным фактором для растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), кустарнички расселялись в соответствии со своей способностью противостоять стрессу, который на разных экотопах горной тундры проявляется по-разному. Этим определяется тесная связь УППЛ с разными условиями местообитаний в горной тундре.

В соответствии с более медленным, чем у листопадных видов, ростом (Поплавская, 1948) у вечнозеленых кустарничков также снижена интенсивность всех физиологических процессов — транспирации (Рахманина, 1964), дыхания (Pisek, 1973; Лархер, 1978), а главное, фотосинтеза, причем как наблюдаемого, так и потенциального (Данилов, Мариманян, 1948; Герасименко, Швецова, 1989; Obenbauer, Oechel, 1989), который при замедленном росте и не может быть высоким.

Подобно тому как в нашей работе показана тесная линейная обратная корреляция между УППЛ и концентрацией пигментов в сухой массе листа, в работе Obenbauer и Oechel (1989) установлена обратная связь между УППЛ и максимальным наблюдаемым фотосинтезом у 19 видов горно-тундровых кустарничков и трав. Представляет интерес тот факт, что у 7 одноименных с исследованными нами видами вечнозеленых и листопадных кустарничков интенсивность фотосинтеза оказалась прямо пропорциональной содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$, полученному в нашей работе. Это соответствует закономерности, установленной Слемевым (1986) и подтвержденной Герасименко с сотр. (1989), согласно которой у растений, произрастающих в экстремальных условиях (пустыни, тундры), максимальное содержание хлорофилла имеет тесную линейную положительную связь с максимальным фотосинтезом.

Ксероморфизация листа (увеличение УППЛ, уменьшение площади) и сопряженное с нею уменьшение концентрации пигментов в единице массы листа, возрастающие с увеличением напряженности экологического режима в тундре, приводят к уменьшению поглощения листом света, который при низких темпах

⁴ А. Н. Данилов (1948) выделил тундровые кустарнички в особый экологический тип — тундровые психрофиты. В них сочетаются ксероморфные признаки с гигроморфными — крупноклеточность мезофилла и крупные межклетники губчатой паренхимы, выполняющие роль «внутреннего опушения», защищающего растение от холода (Сапожников, 1914).

метаболизма вечнозеленых кустарничков оказывается избыточным, так как не может быть эффективно реализован. Гелиоморфный характер листьев вересковых был ранее показан экспериментально (Сенянинова-Корчагина, 1956б).

Листопадные кустарнички, сформировавшиеся в неогене из листопадных кустарников неморальных лесов (Юрцев, 1966), сильно трансформировались, став более похожими друг на друга, чем на своих предков (Толмачев, 1962). Мезоморфная структура их листьев и физиологическая ритмика, соответствующая сезонно-контрастному климату, ограничивает их распространение в горной тундре сравнительно более защищенными и более эвтрофными местообитаниями,⁵ складывающимися в нижней и средней частях пояса, в разного рода понижениях рельефа, где климатический стресс несколько смягчен. В соответствии с этим листопадные кустарнички имеют, согласно данным цитированных работ, более высокий темп жизнедеятельности, чем вечнозеленые виды, что позволяет им в течение короткого холодного лета воссоздавать полностью ассимиляционный аппарат. Их листья, не зная зимних невзгод, не испытывая острого водного дефицита, не нуждаются в специальных механизмах защиты, поэтому пигментные и структурные характеристики их мезоморфных листьев близки между собой и соответствуют небольшому градиенту условий местообитаний. Даже такой лабильный адаптивный признак, как площадь листа, колеблется здесь в пределах 4-кратного диапазона, в то время как у вечнозеленых он составляет 2.5 порядка.

Несмотря на заметную изменчивость структурных и пигментных характеристик у изученных видов, абсолютное содержание пигментов в целом листе определяется его площадью и может быть ориентировочно рассчитано с помощью уравнения линейной регрессии.

Широкий диапазон изменчивости содержания пигментов в целом листе (500-кратный) у изученных видов по сравнению с узким диапазоном пигментных характеристик (4-кратный) — свидетельство того, что адаптация кустарничков осуществлялась в большей мере по пути вариации числа разноуровневых единиц листа (клетка → хлоропласт → тилакоид → ансамбль пигмент-белковых комплексов), чем по пути изменения интенсивности работы фотосинтетического аппарата, т.е. уровень количественной настройки преобладал над уровнем качественной.

Из представленного материала следует, что пигментные характеристики позволяют подойти с количественной оценкой к биологическому разнообразию растений, видовой изменчивости, дивергенции и конвергенции видов применительно к такому важному с энергетической точки зрения органу, каким является лист.

В заключение выражаем искреннюю благодарность Тамаре Георгиевне Полозовой за помощь в работе, ценные консультации и духовную поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре Якутии // Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 190—221. — Борисовская Г.М., Хитун О.В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 15—22. — Герасименко Т.В., Заленский О.В. Особенности ассимиляционной деятельности в экосистемах тундровой зоны // Пространственная структура экосистем. Л.: ГО СССР, 1982. С. 128—

⁵ Приуроченностью листопадных кустарничков к эвтрофным местообитаниям объясняется их распространение и в подзоне арктических тундр, где выщелачивание почв заметно снижено по сравнению с южными тундрами Гипоарктики (Юрцев, 1966). Вечнозеленые кустарнички, хотя и являются стресс-толерантами, значительно менее распространены за пределами Гипоарктического пояса (Юрцев, 1966), так как в условиях сильно укороченного вегетационного периода позднее начало их вегетации затрудняет, а для некоторых видов исключает возможность их существования в Арктическом поясе.

143 — Герасименко Т.В., Попова И.А., Гаген М.Т. Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о.Врангеля в течение их вегетации // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1085—1102. — Герасименко Т.В., Швецова В.М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 65—114. — Герасименко Т.В., Попова И.А., Александрова Н.М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о.Врангеля) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 669—679. — Гортикова Н.Н. Активность ферментов и содержание пластидных пигментов у растений Заполярья // Тр. БИН АН СССР. Экспериментальная ботаника. 1950. Вып. 7. С. 5—17. — Горышнина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с. — Горышнина Т.К., Киселева Т.М. Об экологической лабильности фотосинтетического аппарата листа у некоторых кустарничков и трав елового леса // Вестн. ЛГУ. 1982. № 3. С. 31—37. — Данилов А.Н. Эколого-физиологическая характеристика психрофитов Заполярья // Тр. БИН АН СССР. Экспериментальная ботаника. 1948. Вып. 6. С. 5—19. — Данилов А.Н., Мариманян В.А. Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях // Там же. С. 20—28. — Иванов Л.А. Солнечная радиация как экологический фактор // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1928. С. 346—368. — Катенин А.Е. О микоризе арктических растений // Проблемы Севера. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 8. С. 768—773. — Комаров В.Л. Учение о виде растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с. — Корнюшенко Г.А. Сравнительное изучение содержания пигментов у полизональных видов растений горной тундры Хибин и Ленинградской области // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 71—72. — Корнюшенко Г.А. Актуальные вопросы экологического изучения пластидных пигментов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 921—931. — Корнюшенко Г.А., Сапожников Д.И. Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР, 1969. С. 181—192. — Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — Лукьянова Л.М. О содержании пигментов пластид в листьях растений Хибин // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1246—1255. — Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. 127 с. — Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Пономаренко Т.Н., Полишова Н.Ю. Пигментный аппарат листьев растений разных растительных поясов Хибинских гор // Ботанические исследования за полярным кругом. Кировск: Кольское отд. ВБО, 1990. С. 107—135. — Любименко В.Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Академии наук. СПб., 1916. Сер. 8. Вып. 33. С. 1—274. — Любименко В.Н. К теории приспособления растений к свету // Сов. ботаника. 1935. № 6. С. 5—18. — Любименко В.Н., Бриллиант В.А. Окраска растений. Растительные пигменты. Л.: Гос. изд-во, 1924. 280 с. — Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с. — Мишкин Б.А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 114 с. — Нахуцришвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 124 с. — Поплавская Г.И. Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 126 с. — Попова О.Ф., Попова И.А., Матвеева Н.В., Маслова Т.Г. Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 145—150. — Рахманина А.Т. Транспирация растений в некоторых сообществах восточноевропейской лесотундры // Проблемы Севера. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 8. С. 96—107. — Сапожников В.В. У верхней черты растительности (Томск). М.: Изд-во Н.Кушнерова, 1914. 18 с. — Сенянинова-Корчагина М.В. Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарников // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956а. Вып. 9. С. 34—94. — Сенянинова-Корчагина М.В. О ксероморфизме вечнозеленых болотных верескоцветных // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956б. Вып. 2. С. 3—10. — Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71—91. — Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 5. С. 78—97. — Серебряков И.Г., Куваев В.Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. МГПИ. 1951. Т. 19. Вып. 1. С. 49—74. — Слемнев Н.Н. Фитоценологические аспекты фотосинтетической деятельности (на примере степных растений восточного Хангая) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 460—472. — Тихомиров Б.А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики // Академику В.Н.Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 537—557. — Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с. — Толмачев А.И. О некоторых закономерностях

распространения растительных сообществ в Арктике // Бот. журн. 1939. Т. 24. № 5-6. С. 504—515. — *Толмачев А.И.* Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 6. С. 55—65. — *Фрей Дж.М., Фрей Т.Э.А.* Проблемы ксероморфности применительно к условиям Севера // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 178—180. — *Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 1966. 95 с. — *Яковлев Ф.С.* К эколого-анатомической характеристике вечно- и летнезеленых кустарничков // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 195—201. — *Hager A., Meyer-Bertenrath T.* Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylls von Blättern, Algen, und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünn-schicht-chromatographischer Methoden // Planta. 1966. Bd 69. H. 1. S. 198—220. — *Krinsky N.J.* Function // Carotenoids / Ed. by O. Isler. Basel; Stuttgart: Birkhauser-Verlag, 1971. P. 669—716. — *Lundkvist L.O.* Wasserüberschuss und Stickstoffmangel bei Mesophyten // Svensk. bot. tidskr. 1955. Bd 49. H. 3. S. 387—418. — *Metsavainio K.* Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1931. Bd 1. H. 1. S. 1—8. — *Mothes K.* Ernährung, Structur und Transpiration. Ein Beitrag zur kausalen Analyse der Xeromorphosen // Biol. Zbl. 1932. Bd 52. S. 193—223. — *Obenbauer S.F., Oechel W.C.* Maximum CO₂-assimilation rates of vascular plants on an Alaskan arctic tundra slope // Holarctic ecology. 1989. Vol. 12. N 1. P. 1—5. — *Pisek A.* Respiration // Temperature and life. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer-Verlag, 1973. P. 127—133. — *Raunkiaer C.* The life form of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p. — *Tieszen L.L.* Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses // Amer. Midl. Naturalist. 1970. Vol. 83. N 1. P. 238—253.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VI 1991

S U M M A R Y

The results of taxonomical, ecological and botanical-geographical analysis of pigments (chlorophyll and carotinoids) in leaves of 19 species of dwarf-shrubs and shrubs of the Khibiny Mountains tundra are presented. It is shown that the content of plastid pigments in leaves is related to the habitats and phenorhythmotypes of plants, but there were no remarkable differences between plants of various life forms and types of geographical distribution. It was established that the related species (at the level of genus, tribe and subfamily) with the same phenorhythmotypes have close values of pigment content per unit of fresh mass irrespective of their habitats. However the pigment content calculated per unit of dry mass and per leaf area unit depends on habitats. There is a correlation between the pigment concentration and the structure of leaf (the water content and the specific density of leaf) in ecological groups of tundra plants, but the character and degree of this correlation are different in various groups. The data are discussed from the point of view of the origin, functional activity and biomorphology of tundra plants.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.261/269

© 1992

С. И. Генкал

МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ В РОССИИ
*STEPHANODISCUS AGASSIZENSIS (BACILLARIOPHYTA)*S. I. GENKAL. THE MORPHOLOGY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF *STEPHANODISCUS AGASSIZENSIS*
(*BACILLARIOPHYTA*) IN RUSSIA

Приведены результаты изучения с помощью ТЭМ и СЭМ панцирей *Stephanodiscus agassizensis* из разных водоемов. Показана значительная вариабельность морфологических признаков панциря, изучены распространение и экологические особенности водоросли в водоемах России.

Вид *Stephanodiscus agassizensis* Hakansson et Kling был описан из р. Красной, Центральная Канада (Hakansson, Kling, 1989). Он обладает интересной морфологической особенностью — гетероморфным расположением выростов с опорами на лицевой части створок; встречается в теплых, светолимитированных евтрофных водах, богатых биогенными элементами.

Ранее этот вид относили к кругу форм *S. astraea*. В водоемах России он имеет более широкое распространение, чем это следует из литературы, что подтверждается нашими исследованиями.

При изучении ряда популяций *S. agassizensis* с помощью ТЭМ и СЭМ показано, что основные структурные элементы панциря варьируют в более широком диапазоне, чем указывалось в описании вида (рис. 1). Вместе с тем сравнение с другими представителями рода позволяет сделать вывод о незначительной межпопуляционной изменчивости *S. agassizensis*. Например, у популяций хорошо изученного *S. niagarae* Ehr. отношение максимальных средних значений признаков к минимальным составляет для диаметра створки — 2, для количества ареол и штрихов в 10 мкм — 1.4 и 1.5 соответственно (Theriot, Stoermer, 1981), что значительно превышает аналогичные показатели для *S. agassizensis* даже при сравнении выборок из сильно различающихся по экологии водоемов (рис. 1).

Специального рассмотрения требуют, на наш взгляд, число и расположение на створке выростов с опорами. По этому признаку *S. agassizensis* характеризуется гетероморфностью: на створках с выпуклым центром эти выросты располагаются в центральной части, с вогнутым — в периферической. Наши исследования показали, что число выростов на створке увеличивается с увеличением ее диаметра (рис. 2), что свойственно многим видам центральных диатомовых водорослей. Особенно хорошо это прослеживается на выборке из Северного Каспия, причем параметры уравнений регрессии для створок с выпуклым и вогнутым центрами различаются незначительно (рис. 3). Именно в этой популяции мы зафиксировали наибольшее (7) в нашем материале число выростов с опорами на створке. В работе R. Klee, C. Steinberg (1987) приведена микрофотография *S. rotula* (Kütz.) Hendeу с периферийным расположением 9 выростов на створке. Скорее всего, в названной статье дано изображение створки вида

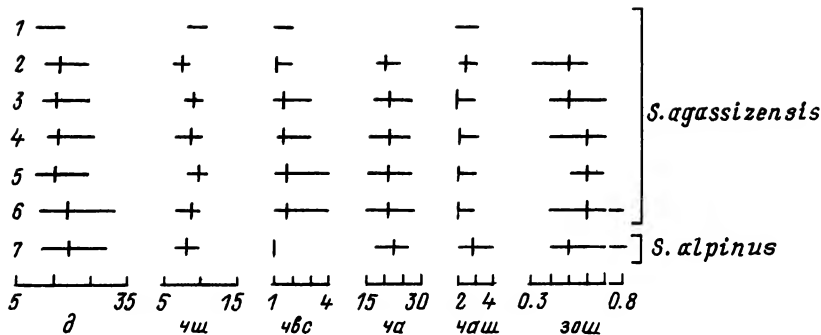


Рис. 1. Изменчивость основных структурных элементов створки *Stephanodiscus agassizensis* (по данным изучения в ТЭМ).

d — диаметр створки, мкм; *чш* — число штрихов в 10 мкм; *чвс* — число выростов с опорами на створке; *ча* — число ареол в 10 мкм штриха; *чаш* — число ареол на конце штриха; *зощ* — зона однорядных штрихов (равная отношению длины штриха от центра створки до начала двурядности к полной длине штриха). *чш* и *ча* определялись по предложенным нами ранее методам (Генкал, 1977, 1978). 1 — типовый материал из р. Красной (по: Hakansson, Kling, 1989); местонахождения: 2 — Горьковское водохранилище, VI 1970; 3 — Чебоксарское водохранилище, VI 1979; 4 — Ока (приток Волги), IV 1970; 5 — предустьевое пространство Волги, VI 1985; 6 — Северный Каспий, V 1958; 7 — оз. Курильское, VIII 1976.

S. agassizensis, ошибочно идентифицированного как *S. rotula*. Таким образом, максимальное число выростов на створке у *S. agassizensis* может достигать 9. В популяции из Северного Каспия большое число выростов с опорами встречается на створках как с выпуклым, так и с вогнутым центрами (рис. 3). Большой интерес представляет тот факт, что на створках с концентрически-выпуклым рельефом местоположение выростов варьирует в пределах центральной и средней частей (табл. I, 5, 6), а с концентрически-волнистым — на всей поверхности створки (табл. II, 1—3). Таким образом, в одной популяции мы можем наблюдать многовариантное расположение выростов на створке, что в значительной степени снижает ценность этого диагностического признака.

Как показали наши исследования, *S. agassizensis* широко распространен в водоемах России, вегетирует как в весенний, так и в осенний периоды (см. таблицу). В Волге этот таксон ранее отождествляли с *S. astraea* (Ehr.) Grun. В начале 70-х годов исследуемый вид стал входить в число доминантов фито-планктона в Горьковском и нижележащих водохранилищах, в конце весны при температуре воды 16—20 °C его количество составило 13.3 млн кл/л (Кузьмин, 1978; Охупкин, Кузьмин, 1978). Наметившаяся тенденция доминирования в планктоне видов рода *Stephanodiscus*, по данным Г.В. Кузьмина (1978), была связана с изменением трофности водоемов, что подтверждается данными об особенностях экологии *S. agassizensis*.

Приводим расширенный диагноз вида с учетом наших и других литературных данных.

Stephanodiscus agassizensis Hakansson et Kling (Hakansson, Kling, 1989 : 283, figs. 56—69), *S. alpinus* var. *distinctus* Churs. et Bazhen. (Хурсевич, Баженова, 1990 : 401). Створки концентрически-волнистые, круглые, 9—44.1 мкм в диам. (табл. I, II). Ареолы локулярные, с фораменами на наружной поверхности створки и куполовидным велумом — на внутренней (табл. II, 4). На наружной поверхности створки имеются пальцевидные выросты, прикрывающие форамены ареол (табл. I, 4). Ареолы расположены в радиальных рядах, переходящих в двойные-четверные в прикраевой зоне, 14—60 (15—28)¹ в 10 мкм. Штрихов 8—14 (6.3—11.1)¹ в 10 мкм. На границе лицевой части створки и загиба от каждой гиалиновой

¹ В скобках указаны диагнозы изменчивости структурных элементов, полученные при использовании наших методов измерений (Генкал, 1977, 1978).

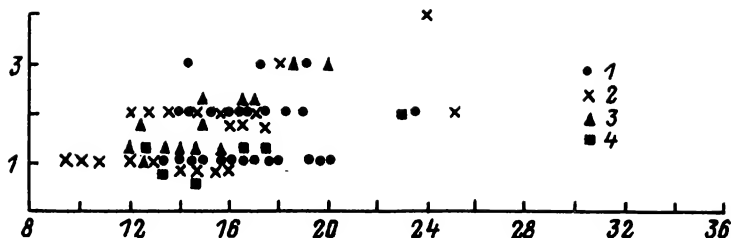


Рис. 2. Зависимость между диаметром створки *Stephanodiscus agassizensis* и числом выростов с опорами на створке (по данным изучения в ТЭМ).

Местонахождения: 1 — Ока, VI 1970; 2 — преддельтовое пространство Волги, VI 1985; 3 — Чебоксарское водохранилище, VI 1985; 4 — Горьковское водохранилище, VI 1970. По оси абсцисс — диаметр створки, мкм; по оси ординат — число выростов с опорами на створке.

полосы отходят нерегулярно расположенные конически остроконечные или вильчатые шипы (табл. I, 2, 3). Выросты с 2—3 опорами в числе 1—9 расположены на всей поверхности створки (табл. I, 1—3, 5, 6; II, 1—5). На створках с вогнутым центром они чаще встречаются в периферической зоне (табл. II, 1, 2, 4, 5), с выпуклым — в центральной части створки (табл. I, 5, 6). Один двугубый вырост с выступающей на наружной поверхности створки высокой трубкой локализован в кольце шипов (табл. I, 6; II, 2, 3). Ориентация щели выроста варьирует от тангенциальной до радиальной (табл. II, 5, 6). Краевые выросты имеют 3 опоры и расположены под 2—4-м шипами (табл. I, 2—6; II, 1—3, 5), редко под каждым шипом.

Пресноводно-солонатоводный планктонный вид. Vegetирует в течение весны—осени при температуре воды 10.2—24 °С, прозрачности 50—90 см, pH воды 7.6—8.2.

Распространение. Реки: Ангара, Енисей, Цна, Ока, Волга. Водохранилища: Ивановское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское, Пестовское, Череповецкое. Моря: Каспийское.

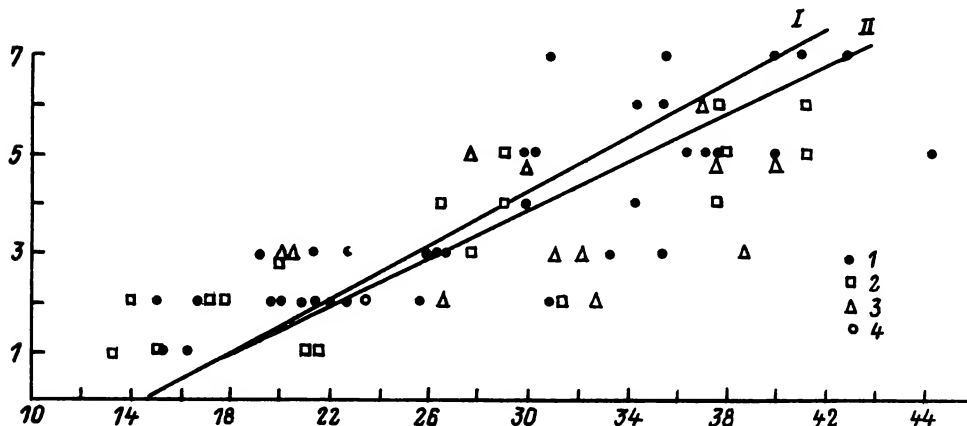


Рис. 3. Зависимость между диаметром створки и числом выростов с опорами на створке в популяции *Stephanodiscus agassizensis* из Северного Каспия, V 1958 (по данным изучения в СЭМ).

Створки: 1 — с выпуклым центром; 2 — с вогнутым центром и выростами, расположенными в периферийной зоне; 3 — с вогнутым центром и выростами, расположенными в периферийной зоне и в центре; 4 — с вогнутым центром и выростами, расположенными в центре. Уравнения регрессии: для створок с выпуклым центром (I) — $D = 14.8 + 3.7 k$ ($R = 0.82$), для створок с вогнутым центром (II) — $D = 14.6 + 4.0 k$ ($R = 0.75$), где R — коэффициент корреляции, k — число выростов с опорами на створке.

Водоемы	Время отбора проб (месяц, год)	Температура воды, °С	Прозрачность, см	pH воды
Водохранилища				
Иваньковское	V 1970; VI 1975	ШНСаратов- ское	ШНСаратов- ское	Саратовское
Рыбинское	VI 1970			
Горьковское	VI 1970			
Трасса строящегося Чебоксарского (Волга между Го- родцом и Чебокса- рами)	VII 1969; V 1970; IX 1970; VIII 1972; VI 1979			
Куйбышевское	VII 1969; VI 1970	20.7—24	90	7.6
Саратовское	VII 1975			
Волгоградское	VII 1969			
Низовье Волги	VII 1969; VI 1970; VIII 1972	23.3		
Предустьевое прост- ранство	VI 1985			
Северный Каспий (до 5 ‰)	V 1958	22.5		
Енисей	VIII 1988			
Ока	VII 1969			

S. agassizensis по морфологии панциря близок к *S. alpinus* Hust. (Håkansson, Kling, 1989). Действительно, диапазоны вариабельности комплекса диагностических признаков изученных популяций *S. agassizensis* и их средние значения в большинстве случаев близки к таковым для популяций *S. alpinus* из оз. Курильское (рис. 1). Авторы, описавшие *S. agassizensis*, считают, что он отличается от *S. alpinus* расположением и количеством выростов с опорами на створке (Håkansson, Kling, 1989). Из наших данных следует, что дискриминационная ценность этих признаков при одновременном рассмотрении этих 2 таксонов невелика. В подтверждение этого приводим результаты многомерного анализа, свидетельствующие об отсутствии хорошо разграниченных классов точек, при использовании комплекса признаков, как включающего (рис. 4, б), так и не включающего в себя (рис. 4, а) число выростов с опорами на створке. В этой ситуации для разграничения видов следует принимать во внимание их экологию: *S. alpinus* — типичный представитель планктона олиготрофных озер, предпочитающий низкую температуру воды; *S. agassizensis* обитает в планктоне рек и водохранилищ, богатых биогенными элементами, при высокой температуре воды.

В планктоне р. Енисей была описана новая разновидность — *S. alpinus* var. *distinctus* (Хурсевич, Баженова, 1990). Диапазоны изменчивости основных структурных элементов створок этой разновидности и *S. agassizensis* совпадают. У обоих таксонов имеются пальцевидные выросты, прикрывающие форамены; кроме того, сходным оказывается характер расположения выростов на створке. На основании этого мы считаем, что *S. alpinus* var. *distinctus* конспецифичен *S. agassizensis* и является синонимом последнего.

Выражаю благодарность Г.В. Кузьмину, А.Е. Кузьминой, Е.Н. Лабунской, И.В. Макаровой, А.Г. Охапкину, Е.Б. Павельевой за предоставленные материалы.

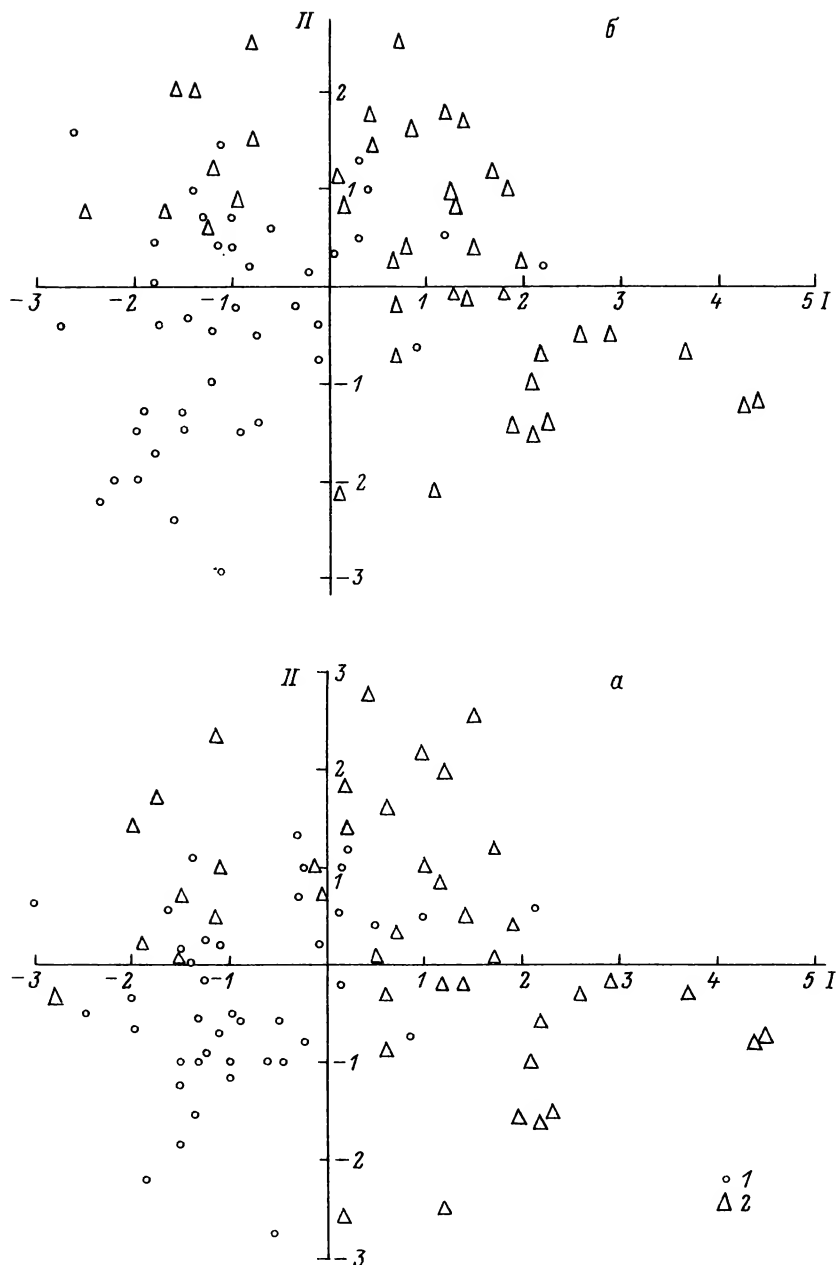


Рис. 4. Распределение изученных выборок в координатах первых двух главных компонент (по данным изучения в ТЭМ).

1 — *Stephanodiscus agassizensis*, Ока, VI 1970; 2 — *S. alpinus*, Курильское оз., VIII 1976. Использовались признаки: а — диаметр створки, число штрихов и ареол в 10 мкм, число ареол на конце штриха, размер зоны однорядных штрихов (рис. 1); б — то же плюс число выростов с опорами на створке.

Генкал С.И. К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 848—851. — Генкал С.И. К методике подсчета ареол на створках представителей класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 367—369. — Кузьмин Г.В. Фитопланктон // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 122—140. — Охалкин А.Г., Кузьмин Г.В. Общая характеристика сапробности каскада волжских водохранилищ по видовому составу и численности индикаторных видов фитопланктона // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 140—145. — Хурсевич Г.К., Баженова О.П. Новая разновидность рода *Stephanodiscus alpinus* (*Bacillariophyta*) в планктоне реки Енисей // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 401—402. — Hakansson H., Kling H. A light and electron microscope study of previously described and new *Stephanodiscus* species (*Bacillariophyceae*) from Central and Northern Canadian lakes, with ecological notes on the species // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 269—288. — Klee R., Steinberg C. Kieselalgen bayerischer Gewässer Loseblattsammlung // Informationsberichte Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft 4/87. München, 1987. — Theriot E., Stoermer E.F. Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (*Bacillariophyceae*) // Phycol. 1981. Vol. 17. P. 64—72.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанова РАН
пос. Борок

Получено 22 IV 1991

УДК 581.8:581.45:582.992

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

K. K. Shrestha¹

THE TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE PETIOLE ANATOMY IN THE GENUS *CYANANTHUS* (*CAMPANULACEAE*)

К. К. ШРЕСТХА. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНАТОМИИ ЧЕРЕШКА В РОДЕ *CYANANTHUS* (*CAMPANULACEAE*)

Examination of the petiole anatomy of 20 species of *Cyananthus* reveals some interesting characters of taxonomic value, which can be used to distinguish species and groups of species. Variation between species is found in several anatomical features including shape, presence/absence of collenchymatous hypodermis, shape and size of vascular bundle and presence/absence of laticiferous canals in phloem cells.

Cyananthus Wall. ex Benth. is one of the most interesting genus of *Campanulaceae*, both in morphology and geographical distribution, and comprises about 25 species native to the Himalayas, and South-West China. Earlier taxonomic treatments of the genus incorporated only morphological features (Franchet, 1887; Marquand, 1924; Hong, Ma, 1991). Three sections were recognized to accommodate the known taxa. Leaves in various species are reported to be heterogeneous with regard to the shape and size. Leaves of *Cyananthus* are simple, exstipulate, node with unilacunar leaf trace, shape varies from lanceolate to ovate cordate and orbicular, and size varies from 0.5—2.0 cm long. The majority of species are distinctly petioled, usually winged and hairy, although, few are long petioled or completely sessile.

Numerous works (Howard, 1979; Azizian, Cutler, 1982; Dehgan, 1982; Haddad, Barnett, 1989; Wilkinson, 1989; Trifonova, 1990; Trifonova, Zubkova, 1990) have indicated the importance of petiolar anatomy in taxonomic treatments. Information is available, however, on the petiolar anatomy of some families of higher plants, but no comprehensive studies can be found for the family *Campanulaceae*, except the fundamental works of H. Schmidt (1904) and C. Metcalfe, L. Chalk (1950).

¹ Corresponding address: Central Department of Botany, Tribhuvan University, Kirtipur, Kathmandu, Nepal.

Thus, the present study is focussed on petiolar anatomy and its significance to establish the infrageneric relationships in *Cyananthus*.

Materials and methods

Transverse sections of petioles from 20 species of *Cyananthus* were examined. The materials used in the present work were obtained from the herbaria of the Komarov Botanical Institute, St. Petersburg (LE); the Royal Botanic Gardens at Kew (K) and Edinburgh (E); British (Natural History) Museum, London (BM). Specimens were selected from mature part of the stem, usually from the middle part, and soaked in a solution of glycerine, alcohol and water (1 : 1 : 1) for few days. Transverse sections of petiole were prepared nearly through the mid point in Freezing Microtome. The sections were stained in Safranin, Fast green and mounted.

List of materials examined. *C. delavayi* Franch. Yunnan: Delavay, 4 IX 1889 (LE); Delavay 137 (LE). *C. dolichosceles* Marq. Szechuan: A.E. Pratt 572 (K). *C. fasciculatus* Marq. Yunnan: J.F. Rock 10746 (E); G. Forrest 22485 (E). *C. formosus* Diels, Yunnan: J.F. Rock 6102 (LE); G. Forrest 23175 (E). *C. hayanus* Marq. Nepal: D.G. Lowndes 1484 (BM). *C. himalaicus* Shrestha, Nepal: Stainton, Sykes and Williams 3918 (BM, E). *C. hookeri* Clarke, Nepal: K.K. Shrestha 146 (LE); Polunin, Sykes and Williams 5334 (BM). *C. incanus* Hook. f. et. Thoms. Sikkim: J. D. Hooker, s. n. (LE); Smith and Cave 2076 (LE). *C. inflatus* Hook f. et Thoms. Nepal: K.K. Shrestha 111 (LE); Yunnan: Maire 7400 (LE). *C. integer* Wall. ex Benth. Kumaon: Wallich 1472 (LE); Ladebour, s.n. (LE). *C. leiocalyx* (Franch.) Cowan, Yunnan: Delavay, s.n., 4 VIII 1884 (LE). *C. lichiangensis* Smith, Yunnan: G. Forrest 6369 (E, K). *C. lobatus* Wall. ex Benth. Nepal: K.K. Shrestha 124 (LE); Kumaon: Strachey and Winterbottom 1 (LE). *C. longiflorus* Franch. Yunnan: Delavay, s.n., 3 IX 1884 (LE); G. Forrest 11399 (E). *C. macrocalyx* Franch, Yunnan: Delavay 96 (LE); G. Forrest 23225 (K). *C. microphyllus* Edgew. Kumaon: Strachey and Winterbottom 2 (LE); CULT (LE). *C. pilosus* (Marq.) Shrestha, Tibet: F.K. Ward 7486 (K). *C. spathulifolius* Nannf. Bhutan: Ludlow, Sherriff and Hicks 20439 (BM). *C. sherriffii* Cowan, Tibet: Ludlow, Sherriff and Taylor 5655 (BM). *C. wardii* Marq. Tibet: F.K. Ward 6082 (K); Ludlow and Sherriff 2557 (BM).

Results and discussion

The outline of the petiole in transverse section varied between species from semicircular to subtriangular with lateral wings in adaxial side (*C. lobatus*, *C. macrocalyx*, *C. spathulifolius*, *C. fasciculatus* and *C. hookeri*). It is of interest to note that *C. sherriffii* is characterized by long and incurved wings in the abaxial side (Figure, 6). Few species lack such wings and thus are nearly triangular (*C. integer*, *C. himalaicus*, *C. delavayi* and *C. inflatus*).

The epidermis of all the petioles consists of a single layer of subcircular to semi-rectangular cells. However, in *C. lichiangensis*, *C. leiocalyx*, *C. fasciculatus* and *C. hookeri* the epidermal cells are thick walled in abaxial side. In general, the epidermal cells in abaxial sides are small and regular, whereas in adaxial side they are larger and irregular. By contrast, *C. formosus*, *C. longiflorus* and *C. macrocalyx* possess larger and irregular cells in the abaxial side and small, regular or irregular cells in the adaxial side. Moreover, in some species (*C. microphyllus*, *C. pilosus*, *C. spathulifolius*, *C. inflatus* and *C. fasciculatus*) the cells are identical in both sides.

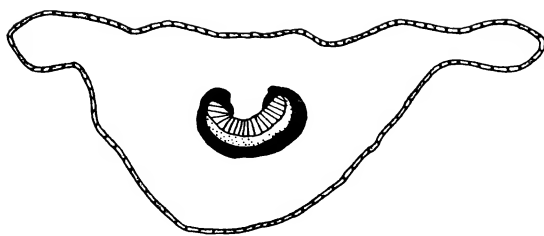
In several taxa (*C. himalaicus*, *C. delavayi*, *C. longiflorus*, *C. inflatus* and *C. hookeri*) 1–3-layered collenchymatous hypodermis is present. In *C. lichiangensis* subepidermal collenchyma layer is present only in abaxial side (Figure, 19).

Vascular bundle is usually single, open, horseshoe shaped to falcate with incurved ends. In *C. himalaicus* (Figure, 5), the ends are very much incurved and easily distinguished from other species. Such a feature was also reported in *Symphandra* of *Campanulaceae* (Metcalf, Chalk, 1950), and some members of *Lamiaceae* (Azizian, Cutler, 1982). The size of vascular bundle varies from small (*C. sherriffii*: Figure, 6) to large (*C. inflatus*: Figure, 17) and is oriented towards adaxial side or rarely to the centre (*C. sherriffii*). The vascular bundle is sometimes surrounded by a layer of large lignified empty cells, so called bundle sheath (*C. lobatus*, *C. integer* and *C. inflatus*: Figure, 1, 3, 17). Similarly, in few taxa there are few phloem cells, sometimes completely surrounding the vascular bundle (*C. himalaicus*: Figure, 5), as in *Asyneuma* and *Phyteuma* of *Campanulaceae* (Metcalf, Chalk, 1950). A characteristic laticiferous canals in the phloem cells are observed in several species of *Cyananthus*. This feature was found to be constant in all taxa of sect. *Stenolobi* (Figure, 8—16). This character seems to be consistent with other morphological characters, such as deeply lobed long, tubular corolla, glabrescent or brown hairy calyx and longer capsule, that link these taxa in to one section. Besides sect. *Stenolobi*, this feature is also observed in *C. hookeri* and *C. sherriffii*, however, in the latter it is poorly developed. This character is, however, completely absent in all other taxa of sect. *Annui* and sect. *Cyananthus*. Presence of such laticiferous canals is characteristic of several taxa of *Campanulaceae* and are found to occur in the phloem of leaf and stem (Metcalf, Chalk, 1950).

The central portion of all the petioles under study is composed of large parenchyma cells. These cells varied between the species in their shape and abundance. They are usually 2(3)-layered in adaxial side and 3—4-layered in abaxial side. In *C. inflatus*, the number of layers is reduced to 1(2) in adaxial and 2(3) in abaxial side, and in *C. himalaicus* (Figure, 5) that of layers increased up to 3—4 in adaxial and 5—6 layers in abaxial sides. However, in *C. microphyllus*, *C. integer*, *C. sherriffii* and *C. fasciculatus* cells are 2—3-layered in both sides and only in *C. wardii* the cells are macerated, irregular and undifferentiated in adaxial side.

The above results have showed that although the petiolar character is heterogeneous in *Cyananthus*, it can be used to determine species or group of species. For example, of the four species investigated in sect. *Annui*, namely, *C. inflatus*, *C. fasciculatus*, *C. hookeri* and *C. lichiangensis*, they considerably vary from one another in their petiolar structure. In *C. inflatus* and *C. hookeri* collenchymatous hypodermis is well developed, in *C. lichiangensis* (Figure, 19) it is present only in the abaxial side and lacking in *C. fasciculatus*. Similarly, bundle sheath is present only in *C. inflatus* and laticiferous canals in the phloem are found to be present only in *C. hookeri* (Figure, 20). Thus, the petiolar structure in this section is most heterogeneous in comparison to other sections. Apart from *C. hookeri*, other three species are more or less similar morphologically. Information available from seed coat characters (Shrestha, Kravtsova, 1992) and pollen morphology (Shrestha, Tarasevich, 1992) also indicated that *C. hookeri* should be separated from sect. *Annui* and suggestion is made to keep it in a higher rank.

Sect. *Cyananthus* is less heterogeneous than sect. *Annui*. All the species of this section lack laticiferous canals in phloem, however, in other characters they vary slightly. *C. lobatus* and *C. integer* are related closely in having bundle sheath and collenchymatous hypodermis (Figure, 1, 3). Both these features are absent in *C. hayanus* and *C. microphyllus*. *C. himalaicus* is distinct from all the above mentioned species in the shape of petiole section, 2—3-layered collenchymatous hypodermis, much incurved vascular bundle and phloem completely surrounding it (Figure, 5); which indicate that the latter can be placed in a separate rank at least at a subsectional level. The gross morphology such as long peduncled flower, very shortly lobed corolla with glabrous throat are in support of separating *C. himalaicus* from the typical group of sect. *Cyananthus*. Similar is the position of *C. sherriffii* within the genus. Earlier taxonomists (Cowan, 1938; Lian, 1983; Hong, Ma, 1991) treated the species under



1



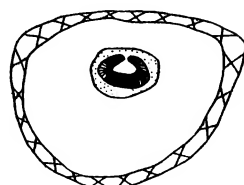
2



3



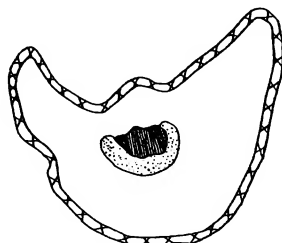
4



5



6



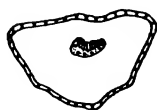
7



8



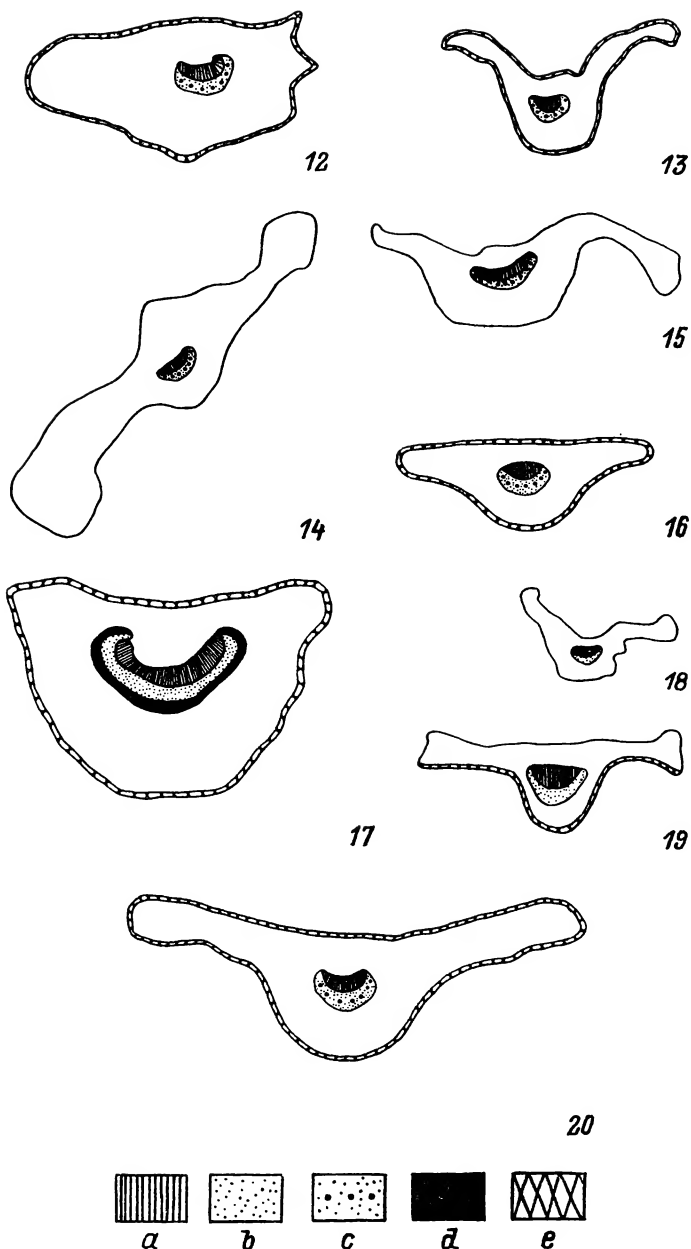
9



10



11



Camera lucida drawings of petiole sections.

1-6 — sect. *Cyananthus*: 1 — *C. lobatus*, 2 — *C. hayanus*, 3 — *C. integer*, 4 — *C. microphyllus*, 5 — *C. himalaicus*, 6 — *C. sherriffii*; 7-16 — sect. *Stenolobi*: 7 — *C. wardii*, 8 — *C. incanus*, 9 — *C. pilosus*, 10 — *C. delavayi*, 11 — *C. formosus*, 12 — *C. longiflorus*, 13 — *C. leiocalyx*, 14 — *C. spathulifolius*, 15 — *C. macrocalyx*, 16 — *C. dolichosceles*; 17-20 — sect. *Annui*: 17 — *C. inflatus*, 18 — *C. fasciculatus*, 19 — *C. lichiangensis*, 20 — *C. hookeri*. a — xylem, b — phloem, c — phloem with laticiferous canals, d — bundle sheath, e — collenchyma. Bar: 1-20 — 0.5 mm.

sect. *Cyananthus*. But palynological and seed coat characters (Shrestha, Tarasevich, 1992; Shrestha, Kravtsova, 1992) and even the gross morphology and life form show intermediate position of the species between sect. *Cyananthus* and sect. *Stenolobi*. The petiolar characters also support this view. In *C. sherriffii*, the ends of the lateral wings are turned in dorsal (abaxial) side, tuberculated epidermis, smaller vascular bundle oriented in the centre and poorly developed laticiferous canals in phloem (Figure, 6) are not comparable with any other species or sections. All these petiolar characters showed that this taxa should be separated from sect. *Cyananthus* and thus, it is recommended to keep it in a separate section.

Sect. *Stenolobi* is found to be more homogeneous in comparison to other sections. The presence of well developed laticiferous canals in phloem is a permanent character in all species. Bundle sheath is absent in all taxa but collenchymatous hypodermis is present in some species (*C. delavayi*, *C. longiflorus*, *C. leiocalyx* and *C. dolichosceles*). However, *C. wardii* shows somewhat anomalous character within the section, because it lacks the characteristic laticiferous canals in phloem. Moreover, the shape of petiole in cross section and macerated, irregular, undifferentiated parenchyma in adaxial side, including the gross morphology and pollen morphology (Shrestha, Tarasevich, 1992) suggested to separate this species from sect. *Stenolobi* and probably should be kept near to *C. sherriffii*.

In conclusion, the anatomical characters of the petiole in *Cyananthus* appear to have certain taxonomic value. Features such as the presence of laticiferous canals in phloem is of taxonomic significance to delimit the sect. *Stenolobi*. The shape of petiole in cross section, nature of epidermal cells; presence/absence of collenchyma and bundle sheath; shape and size of vascular bundle, however, can hardly be used as sectional marker, but these features are helpful in distinguishing species or a group of species. In general, it is obvious that, petiolar anatomy provides an evidence as a supplementary character in the infrageneric relationships of the genus.

The author is very grateful to Dr. V.I. Trifonova for her encouragement and constant supervision. My thanks are also due to Dr. T.I. Kravtsova and Irene Mershchikova for their valuable contributions in writing the paper. I also wish to thank the keepers of BM, E, K and LE for providing the materials.

LITERATURE CITED

- Azizian D., Cutler D.F. Anatomical, cytological and phytochemical studies on *Phlomis* L. and *Eremostachys* Bung. (Labiatae) // Bot. J. Linn. Soc. 1982. Vol. 85. P. 249—281. — Cowan J.M. Concerning the genus *Cyananthus* // New. Fl. Silva. 1938. Vol. 10. N 2. P. 108—110. — Dehgan B. Comparative anatomy of the petiole and infrageneric relationships in *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 8. P. 1283—1295. — Franchet M.A. Le genre *Cyananthus* // Journ. Bot. (Paris). 1887. Vol. 1. P. 241—255. — Haddad R.S., Barnett J.R. Variation in petiole anatomy of the European spiny species of *Astragalus* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 101. N 2. P. 241—247. — Hong D.Y., Ma L.M. Systematics of the genus *Cyananthus* // Acta Phytotax. Sin. 1991. Vol. 29. N 1. P. 25—49. — Howard R.A. The petiole // C.R. Metcalfe, L. Chalk (Eds). Anatomy of the Dicotyledons. 2 ed. Oxford Press, 1979. Vol. 1. P. 88—96. — Lian Y.S. *Cyananthus* // Fl. Reip. Pop. Sin. 1983. Vol. 73. N 2. P. 5—28. — Marquand C.V.B. Revision of the genus *Cyananthus* // Kew Bull. 1924. N 6. P. 241—255. — Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford Press, 1950. Vol. 1. P. 810—816. — Schmidt H. Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattes der Campanuloideen. Thesis. Erlangen, 1904. S. 1—104. — Shrestha K.K., Kravtsova T.I. Seed coat anatomy and ultrasculpture of *Cyananthus* (Campanulaceae) in relation to its systematics // Bot. Journ. (St.-Petersburg). 1992. Vol. 77. N 6. P. 18—29. (In Russian with English summary). — Shrestha K.K., Tarasevich V.F. Comparative pollen morphology of *Cyananthus* in relation to systematics and position of the genus in Campanulaceae // Bot. Journ. (St.-Petersburg). 1992. Vol. 77. N 10. P. 1—17 (In Russian with English summary). — Trifonova V.I. Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S.F. Gray and *Aconitella* Spach. // Collect. Bot. Barcinon. 1990. Vol. 19. P. 97—110. — Trifonova V.I., Zubkova I.G. The comparative-anatomical study of petiole in

representatives of the genus *Cornus* s.l. (*Cornaceae*) in relation to its taxonomy // Bot. Journ. (St.-Petersburg). 1990. Vol. 75. N 6. P. 820—829 (In Russian with English summary). — Wilkinson H.P. Leaf anatomy of the *Menispermaceae* tribe *Tiliaceae* Miers. // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 99. P. 125—174.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 31 III 1992

РЕЗЮМЕ

В результате анатомического изучения строения черешка 20 видов рода *Cyananthus* был выявлен комплекс признаков, имеющих определенное значение для решения спорных вопросов систематики этого рода.

Род *Cyananthus* характеризуется округлыми или слегка треугольными черешками с боковыми выростами на адаксиальной стороне. Проводящая система представлена одним, как правило, средних размеров проводящим пучком, расположенным в центре или слегка смкнутым на адаксиальную сторону.

Большинство признаков, таких как форма проводящего пучка, наличие или отсутствие колленхимы, форма и размер проводящих пучков, может быть использовано в качестве дополнительных признаков при разделении видов и групп видов. Секции в свою очередь различаются только по наличию или отсутствию смоляных каналов во флоэме проводящего пучка. Этот признак, как оказалось, характерен для всех видов секции *Stenolobi*.

УДК 581.8:582.998.2

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

Н. С. Ханджян

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ СЕМЯНОК В ПОДТРИБЕ *ANTHEMIDINAE* (*ASTERACEAE*)

N. S. KHANDJIAN. THE TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE ACHENE'S STRUCTURE IN THE SUBTRIBE
ANTHEMIDINAE (*ASTERACEAE*)

Проведено морфолого-анатомическое изучение семянков у 53 видов 5 родов подтрибы *Anthemidinae* (*Achillea*, *Anthemis*, *Anacyclus*, *Otanthus*, *Handelia*), произрастающих на территории бывшего СССР. Показано, что эти роды, в том числе габитуально трудноразличимые, четко идентифицируются с помощью семянки, признаки строения которой имеют диагностическое значение. Равноценность морфологических и анатомических признаков семянков родов подтрибы *Anthemidinae* для систематики свидетельствует о целесообразности использования морфологических признаков на практике.

Подтриба *Anthemidinae* во флоре бывшего СССР состоит из 5 родов. Политипные роды *Achillea* L. и *Anthemis* L. особенно богато представлены на Кавказе. Единственный вид рода *Anacyclus* L. — *A. ciliatus* Trautv. является эндемиком Восточного Закавказья, где он произрастает на сухих глинистых склонах среднего и нижнего течения р. Куры (Ханджян, 1986). Виды монотипных родов *Otanthus* Hoffmgg. et Link и *Handelia* Heimerl соответственно приурочены к приморским пескам Абхазии (Колаковский, 1982) и каменистым горным склонам Средней Азии (Цветкова, 1961).

Таксономическая сложность родовой систематики трибы *Anthemideae* в целом обусловлена полиморфностью почти всех признаков, в том числе и некоторых диагностических. При разграничении родов среди разнообразных признаков, имеющих систематическое значение, одним из важных является морфология плода. Таксономическая ценность макроморфологии и внутреннего строения семянков в трибе *Anthemideae* в литературе обсуждалась неоднократно. В частности, следует отметить серии работ авторов J. Briquet (1916), Л.Г. Мурадян (1967, 1968, 1970

а,б), С. Humphries (1977, 1979), F. Reitbrecht (1974), которые придают особое значение анатомическому строению семян. М. Kynčlová (1970) на основании данных изучения представителей 5 родов *Anthemideae* из Чехо-Словакии выявила ряд признаков, разграничивающих эти роды. Она преднамеренно составила не комбинированный ключ, а отдельные ключи, основанные на морфологических и анатомических признаках семян. Не отвергая таксономического значения анатомических признаков, она заключает, что на практике более целесообразно использовать макроморфологические особенности семян.

С целью выявления дополнительных диагностических признаков для родовой систематики подтрибы *Anthemidinae* нами проводилось изучение строения семян представителей всех родов типовой подтрибы, произрастающих на территории бывшего СССР. Отдельные части этой работы, посвященные родам *Achillea*, *Handelia* и *Anthemis*, опубликованы (Ханджян, 1983, 1984, 1990). В данной статье приведены результаты изучения морфолого-анатомического строения семян весьма редкого кавказского эндемика *Anacyclus ciliatus*, а также *Otanthus maritimus* (L.) Hoffm. et Link, широко распространенного в средиземноморском регионе, но редкого для берегов Черного моря, и обобщены основные диагностические признаки.

Карполого-анатомическое исследование рода *Anacyclus* впервые проведено Reitbrecht (1974), который изучил вид *A. clavatus* (Desf.) Pers. Humphries (1977) в монографии, посвященной систематической ревизии рода *Anacyclus*, приводит также результаты карполого-анатомического изучения средиземноморских представителей рода. Однако в этих работах кавказский эндемик *A. ciliatus* отсутствует.

В работе Reitbrecht (1974) имеются также описание микроморфологии и схематическое изображение общего вида среза *Otanthus maritimus* (приведенного автором как *Diotis candidissima* Desf.), которые, по нашему мнению, нуждаются в дополнениях. Поэтому возникла необходимость повторного карполого-анатомического изучения единственного вида рода *Otanthus*.

Материал и методика

Материал для исследования взят из гербарных коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), институтов ботаники АН Армении (ERE) и Азербайджана (BAK), а также выписан по *Delectus seminum* из различных ботанических учреждений. Препараты изготовлены по общепринятой, описанной нами ранее (Ханджян, 1971) методике. Они хранятся в Институте ботаники АН Армении. Всего изучено 53 вида, в том числе *Anthemis* — 26 (Ханджян, 1990), *Achillea* — 14 (Ханджян, 1893), *Handelia* — 1 (Ханджян, 1984), *Anacyclus* и *Otanthus* — по 1 виду.

Anacyclus ciliatus: Республика Азербайджан — Караязы, Н.К. Срединский, LE; Coryut-Булах, 10 VI 1893, LE; p.p. Chanabad, Boz-Dagh, 13 V 1940, A. Grossheim, LE; Schirvan, in monte Charami, A. Kolakovsky, A. Grossheim, BAK.

Otanthus maritimus: Palestina, Tel-Aviv, 17 VI 1926, M. Zohary, ERE, 58632; Italia, 1980; Coimbria, Portugal, 138/81.

Результаты исследования

Приводим описания морфологического и анатомического строения семян у *Anacyclus ciliatus* и *Otanthus maritimus*.

Anacyclus ciliatus. Семянки слегка овальные или почти округлые (4 мм дл., 2.5—4 мм шир.), дорсивентрально сильно сжатые, окруженные широкими (0.75—1 мм) прозрачными крыльями, наверху переходящие в пленчатый однобокий паппус (рис. 1, В).

На поперечном сечении семян *A. ciliatus* четко различаются перикарпий, тонкая полоса спермодермы, эндосперм и семядоли. Форма среза удлинненно-

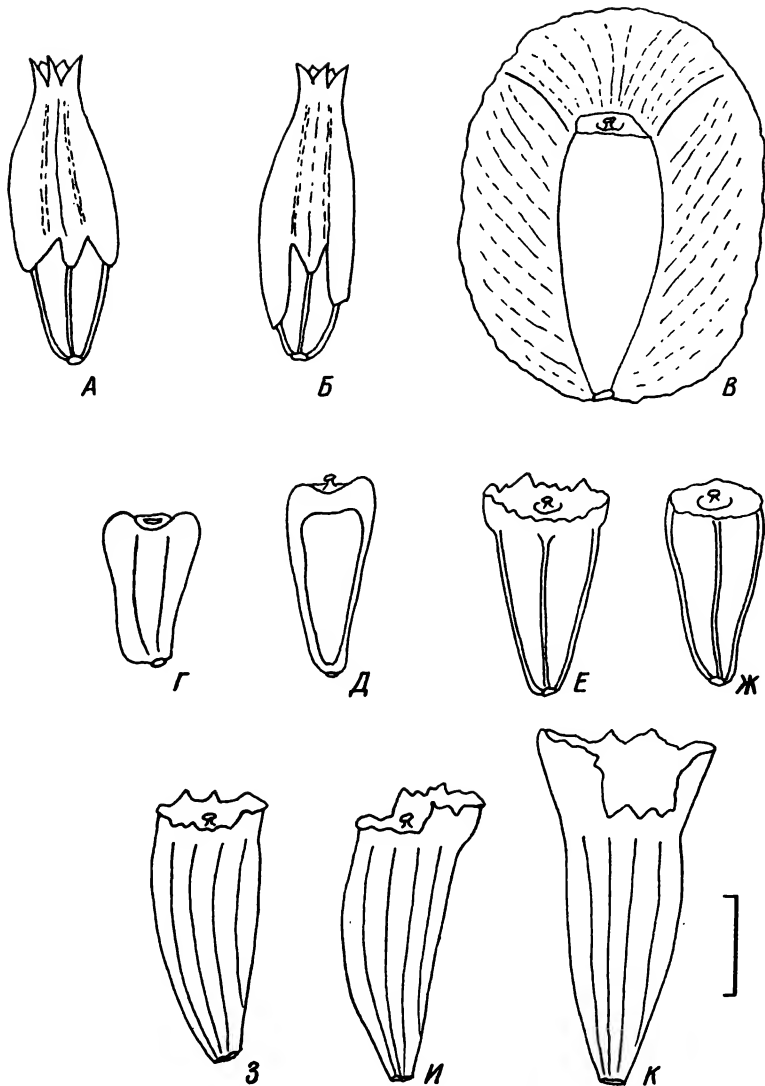


Рис. 1. Семянки представителей подтрибы Anthemidinae.

А, Б — *Otanthus maritimus*; В — *Anacyclus ciliatus*; Г — *Achillea cartilaginea*; Д — *A. millefolium*; Е, Ж — *Handelia trichophylla*; 3—К — *Anthemis iberica*. Масштабная линейка — 1 мм.

эллиптическая. Ребра удлинено-линейные, крыловидные. У всех изученных образцов 2 ребра. Иногда между ними обнаруживается 3-е маленькое ребрышко с элементами механического тяжа и проводящей системы. Перикарпий в ребрах довольно многорядный, почти 60 рядов клеток (рис. 2, В), в отличие от межреберных участков, где он тонкий и состоит из 3—4 рядов клеток (рис. 2, Б). Клетки наружной эпидермы тонкостенные, покрытые кутикулой. Полости их заполнены темным гидрофильным содержимым. В процессе обезвоживания семянки клетки эпидермы приобретают различные контуры и лишь местами сохраняют свою первичную форму. У изученных нами образцов среди клеток наружной эпидермы специализированные ослизняющие элементы не обнаружены. В результате изучения нами образцов семянок, находившихся на различных стадиях зрелости, получена возможность выявить структурные изменения мезо-

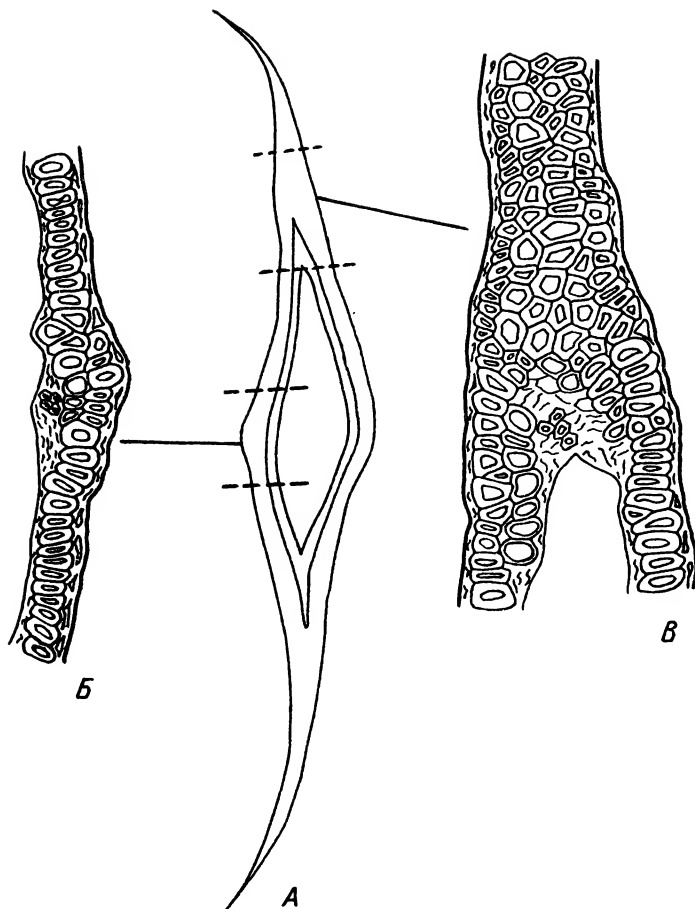


Рис. 2. Анатомическое строение семян *Anacyclus ciliatus*.

А — поперечный срез семянки; Б — строение перикарпия в области маленького ребра; В — строение перикарпия в области большого ребра.

карпия в процессе развития семян. В зрелых сеянках перикарпий в ребрах сложен из механической ткани. Стало очевидно, что клетки механической ткани возникают из изодиаметрических паренхиматических клеток, стенки которых впоследствии утолщаются и лигнифицируются. Следовательно, в зрелых сеянках мезокарпий в ребрах состоит из склеренхимы, состоящей из типичных брахисклереид. На межреберных участках мезокарпий представлен непрерывным субэпидермальным слоем слегка удлиненных в радиальном направлении макросклереид и сильно смятых клеток тонкостенной паренхимы. В мезокарпии ребер обнаружены небольшие тяжи, остатки проводящей системы, а также воздушные полости, образованные при облитерации более рыхлой паренхимы внутренних рядов мезокарпия.

Спермодерма сильно редуцирована, разрушенные ее слои представлены в виде плотной недифференцированной полосы. Эндосперм состоит из 1 слоя, а местами из 2 слоев клеток.

Otanthus maritimus. Семянки 2—3 мм дл., слегка дуговидно согнутые, верхняя их часть (до 2/3 семянки) покрыта нижней расширенной частью трубочки венчика, которая продолжена по обеим боковым сторонам в виде 2 ушкообразных лопастей; нижняя свободная часть семянки имеет 4—5 выдающихся продольных

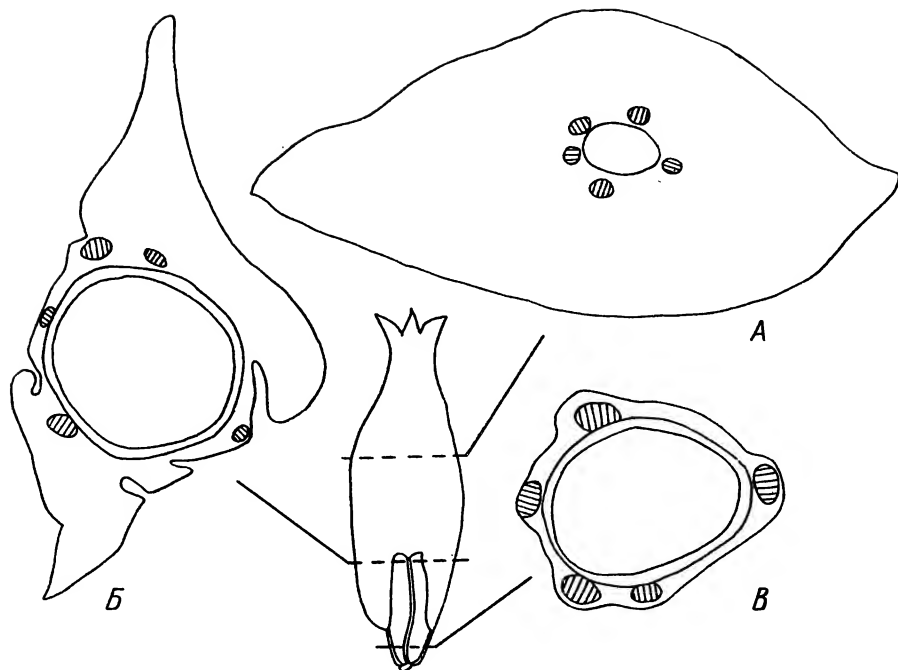


Рис. 3. Поперечные срезы верхней (А), средней (Б) и нижней (В) частей семянки *Otanthus maritimus*.

ребер. Прикрепленная к плоду часть венчика, образующая антокарпий, остается соединенной с нею и не отделяется даже при зрелой стадии плода (рис. 1, А, Б).

Анатомическое строение разных частей семянки неоднородное (рис. 3), что обусловлено макроморфологией семян *O. maritimus*. В поперечном сечении нижняя часть семянки слегка овальной или почти округлой формы, с 4 ребрами и 5-м маленьким ребром, прижатым к одному из ребер, а иногда вместе с ним образующим сложное ребро с 2 механическими тяжами (рис. 3, В). Сравнительно тонкий перикарпий в ребрах сложен из 8—10 рядов клеток (рис. 4), а в межреберных участках — из 3 рядов. Наружная эпидерма тонкостенная, ее клетки имеют различные контуры. Наружные стенки эпидермальных клеток покрыты слоем кутикулы. Эпидерма заполнена скоплениями очень мелких темно окрашенных кристаллов. Мезокарпий в ребрах представлен склереидами изодиаметрической формы. В склеренхиме выделяются тонкостенные элементы дериватов проводящей системы. Рядом с тяжами в частях перехода ребер в межреберные участки иногда образуются 2 небольшие воздушные полости. На межреберных участках прилежащие к наружной эпидерме слои мезокарпия состоят из тонкостенных клеток паренхимной ткани.

На поперечном срезе средней и верхней частей семянки (рис. 3, А, Б) помимо структур перикарпия, описанных выше, обнаруживаются также слитые с плодовой оболочкой ткани венчика в виде 1 (ближе к нижней части семянки) или 2 (в средней части семянки) сравнительно крупных стреловидных лопастей. Дифференциация мезокарпия на ткани выражена наличием 2 основных тканей — паренхимной и склеренхимной. Наружная эпидерма состоит из 1 слоя клеток с тонкими оболочками, длина клеток немного превышает ширину. Прилежащая к эпидерме паренхимная ткань представлена многогранными клетками разных размеров, между которыми наблюдаются межклетники. В паренхимной ткани четко выражена система гидроцитных клеток, целлюлозные оболочки которых совершенно лишены признаков одревеснения. В клетках паренхимной ткани

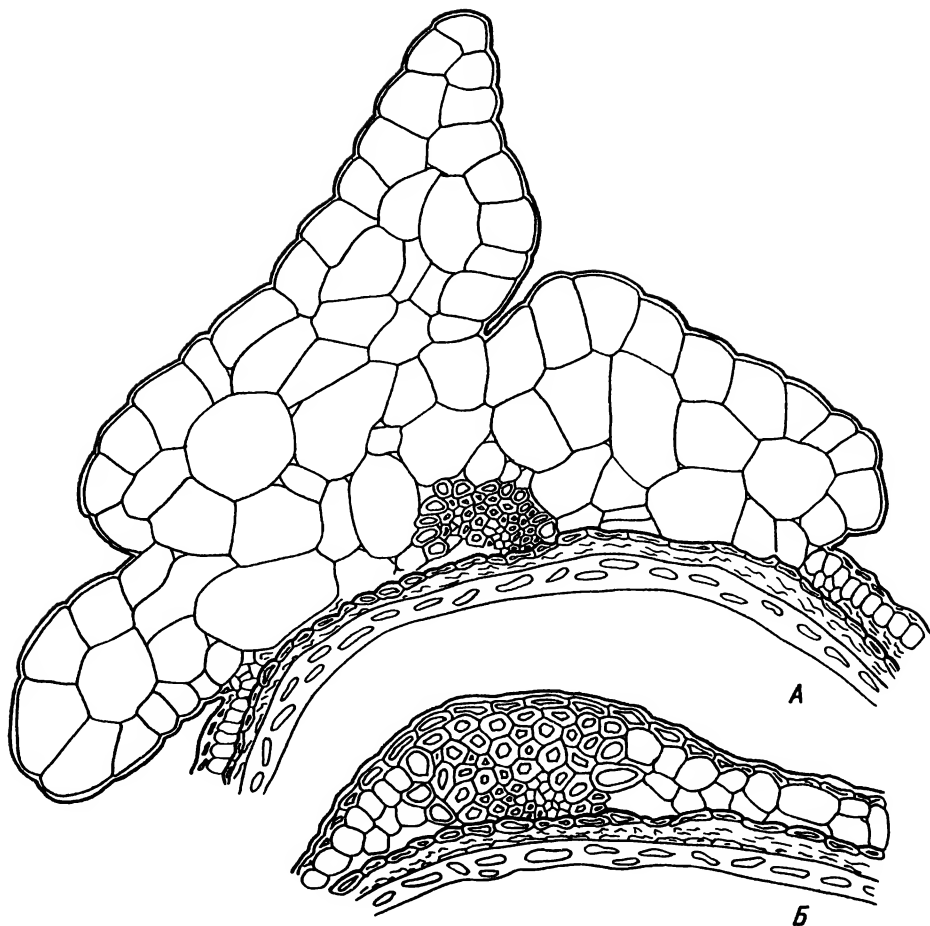


Рис. 4. Строение перикарпия в области ребра средней (А) и нижней (Б) частей семянки *Otanthus maritimus*.

встречаются шаровидные скопления призматических кристаллов — друзы. Далее, как и на срезах нижней части семянков, расположены механические тяжи, остатки элементов проводящей системы и воздушные полости, образованные облитерацией внутренних слоев паренхимы.

Спермодерма тонкая, представлена четко идентифицированными клетками наружной эпидермы и немногочисленными рядами сильно сплюснутых, облитерированных клеток интегументальной паренхимы. Проводящие пучки спермодермы разрушены. Наблюдаются остатки эндосперма в виде 1—2 рядов клеток.

Обсуждение результатов

Прежде чем приступить к выяснению таксономического значения признаков семянков в подтрибе *Anthemidinae*, дополним и уточним карполого-анатомическую характеристику родов *Anacyclus* и *Otanthus*. Так, нами в строении перикарпия *Anacyclus ciliatus* обнаружено 3-е ребро, которое не отмечалось ранее ни у одного вида *Anacyclus* (рис. 2). У изученных нами образцов среди клеток наружной эпидермы перикарпия *A. ciliatus* специализированные ослизняющиеся элементы,

отмеченные Humphries (1979) для других видов *Anacyclus*, не наблюдались. По вышеуказанным признакам можно выявить пределы варьирования отдельных анатомических структур перикарпия рода *Anacyclus*.

Изучая род *Otanthus*, Reitbrecht (1974) приводит схематическое изображение перикарпия *O. maritimus* по срезу верхней части семянки. Однако при изучении срезов из разных частей семянки *Otanthus* обнаружена неоднородность строения в нижней, средней и верхней частях семянки (рис. 3). Согласно методике нашей работы (Ханджян, 1971), для получения сравнимых результатов обычно учитывается описание среза средней части семянки. Поэтому, согласно нашим данным, род *Otanthus* приобретает совершенно иную характеристику по сравнению с данными Reitbrecht (1974).

Сравнительное карполого-анатомическое изучение семян 53 видов из 5 родов подтрибы *Anthemidinae* показало, что эти роды, даже габитуально почти неразличимые, четко разграничиваются по внешнему и внутреннему строению семян. В исследованном нами материале наблюдается ряд структурных особенностей семян, по которым можно характеризовать все 5 родов подтрибы *Anthemidinae* (рис. 1). Так, род *Otanthus* резко отличается от остальных изученных нами родов по своеобразию плода — антокарпия, вторичный покров которого образован трубкой венчика. Отметим, что обильно беловато-войлочный многолетник *O. maritimus* с почти цельнокрайними пластинками листьев габитуально также резко отличается от остальных родов подтрибы. Карполого-анатомическое изучение показало, что род *Otanthus* обособлен в подтрибе *Anthemidinae*, хотя он «показывает несомненное и близкое родство с родом *Santolina* L., являясь результатом приспособления к своеобразным условиям обитания на приморских песках» (Цвелев, 1961 : 128).

Род *Anacyclus* со своими 9 средиземноморскими видами и закавказским эндемиком *A. ciliatus* также приобретают константный родовой критерий благодаря характерному строению дорсивентрально сжатых ширококрылатых семян (рис. 1, В), которое легко обнаруживается на макроморфологическом уровне и проявляется в вышеприведенной микроморфологической характеристике. Из-за отсутствия четких габитуальных признаков, отличающих *A. ciliatus* от однолетних представителей рода *Anthemis*, исследователи относили этот вид либо к роду *Anthemis* (Boissier, 1875; Humphries, 1979), либо к роду *Anacyclus* (Липский, 1899; Гроссгейм, 1949). Именно четкое описание макроморфологических признаков плода практически помогло нам восстановить родовую принадлежность *Anacyclus ciliatus* (Ханджян, 1986).

Монотипный род *Handelia* (рис. 1, Е, Ж), габитуально почти не отличающийся от многих видов рода *Achillea*, имеет специфическую морфолого-анатомическую характеристику плода. Семянка *Handelia trichophylla* (Schrenk) Heimerl характеризуется 5 внешне слабо очерченными ребрышками, которые на округлом поперечном срезе семянки одинаковы по величине и имеют почти равномрное расположение. Паппус у *H. trichophylla* варьирует: он представлен едва развитой коронковидной окраиной или совершенно отсутствует (Ханджян, 1984). При идентификации *H. trichophylla* четким диагностическим признаком опять является строение семянки.

Изученные нами представители рода *Achillea* из 4 секций (Ханджян, 1983) имеют своеобразную, отличающуюся от вышеупомянутых родов морфолого-анатомическую структуру семян. Для них характерна дорсивентральная сжатость, в результате чего 2 сравнительно крупных ребра располагаются в боковых частях семянки друг против друга (рис. 1, Г, Д). У большинства видов именно такое расположение ребер. Однако для видов секции *Ptarmica* (Mill.) Koch, габитуально не отличающихся от видов рода *Anthemis* (рыхлые соцветия, крупные корзинки с длинными белыми язычковыми цветками), характерно наличие еще 1—2 внешне маленьких, трудноразличимых ребрышек, образующихся либо из слоев перикарпия, либо из спермодермы. У всех изученных нами видов наблюдается

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки плода родов подтрибы *Anthemidinae*

Род	Форма семанки	Форма поперечного сечения семанки	Паппус	Число ребер и ребрышек
<i>Achillea</i>	Дорсивентрально сжатая	Дорсивентрально сжатая	Отсутствует	2—4
<i>Anthemis</i>	То же	Округлая	Отсутствует или имеется	(5)8—15(20)
<i>Anacyclus</i>	» »	Дорсивентрально сжатая	Имеется	2—3
<i>Otanthus</i>	Округлая	Округлая	Отсутствует	4—5
<i>Handelia</i>	То же	То же	Отсутствует или имеется	5

полное отсутствие паппуса. При определении видов секции *Ptarmica* четким критерием вновь является строение семанки.

Представители рода *Anthemis* по строению плода довольно полиморфные (Ханджян, 1990). По внешнему виду (а более четко — по внутреннему строению) они выделяются максимальным варьированием ребристости семанок (рис. 1, 3—К). Общее число ребер у изученных нами видов рода *Anthemis* колеблется в пределах (5)8—15(20). Ребра по величине одинаковы, расположены на срезах равномерно, а иногда на дорсивентрально сжатой семанке друг против друга располагаются 2 крупных ребра, а остальные, сравнительно мелкие, — между ними. Паппус имеет весьма разнообразную форму в пределах даже одного вида (*A. candidissima* Willd. ex Spreng., *A. sohariana* Eig) или совершенно отсутствует (*A. cotula* L.). Структура семанки рода *Anthemis* является хорошим родовым критерием, а паппус не имеет диагностического значения. В табл. 1, 2 приведены морфологические и анатомические признаки плодов рода *Anthemidinae*.

По данным, представленным в табл. 1, 2, константным родовым критерием является ребристость семанки. При дифференциации родов, особенно внешне трудноразличимых, таких как *Anacyclus* и *Anthemis*, *Anthemis* и *Achillea*, *Achillea* и *Handelia*, четкими отличительными признаками являются количество, размеры и расположение ребер. Остальные признаки, в том числе и особенности паппуса, оказались непостоянными, сильно варьирующими, хотя у отдельных родов, например у *Achillea*, наблюдается стабильное отсутствие паппуса.

ТАБЛИЦА 2

Анатомические признаки покровов плода и семени у родов подтрибы *Anthemidinae*

Род	Число ребер	Число слоев клеток перикарпия		Ослизняющиеся клетки	Гидроциты	Число воздушных полостей	Число проводящих пучков		Клетки эпидермы спермодермы
		в ребрах	в межреберных участках				в перикарпии	в спермодерме	
<i>Achillea</i>	2—4	6—20	2—3	+	+	2	2—4	0—2	Толсто-стенные
<i>Anthemis</i>	(5)8—15(20)	8—20	2—7	+	+	1	8—20	0—1	Тонко-стенные
<i>Anacyclus</i>	2—3	8—60	3—4	—	—	1	2—3	—	То же
<i>Otanthus</i>	4—5	9—10	3	—	—	2	4—5	—	» »
<i>Handelia</i>	5	6—10	2—3	+	—	2	5	1—2	Толсто-стенные

Примечание. «+» — наличие признака, «—» — отсутствие признака, «+—» — наличие или отсутствие признака.

Таким образом, при сравнительном морфолого-анатомическом изучении плодов представителей 5 родов подтрибы *Anthemidinae* выявлено наличие довольно четкой дифференциации между этими родами. Габитуально трудноидентифицируемые роды можно разграничить только с помощью строения семян. Этот признак приобретает важное диагностическое значение. Из наших данных следует, что морфологические и анатомические признаки плодов в подтрибе *Anthemidinae* являются эквивалентными критериями, что подтверждает мнение Кунцовой (1970). Учитывая равноценность для таксономии морфологических и анатомических признаков родов подтрибы *Anthemidinae*, приводим ключ, составленный на основании морфологических признаков.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *ANTHEMIDINAE*

1. Плод — антокарпий, его вторичный покров образован трубкой венчика. *Otanthus*.
— Плод — не антокарпий 2.
2. Семянки слегка овальные или почти округлые (4 мм дл., 2.5—4 мм шир.), дорсивентрально сильно сжатые, окруженные широкими (0.75—1 мм шир.) прозрачными крыльями, которые у наружных семян наверху продолжены в ушки различной формы *Anacyclus*.
— Семянки иного типа 3.
3. Семянки продолговатые, сжатые в дорсивентральном направлении, по краям с белоплечатыми узкими или толстоватыми крыльями и неясно выраженными между ними мелкими ребрами или без них, паппус отсутствует . . . *Achillea*.
— Семянки по краям без крыльев 4.
4. Семянки с четко очерченными ребрами (5—20), с паппусом разнообразной формы или без него *Anthemis*.
— Семянки с 5 нечетко очерченными ребрышками, на верхушке с едва развитым коронковидным паппусом или без него *Handelia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — Колаковский А.А. Род *Otanthus* Hoffmgg. et Link // Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1982. Т. 2. С. 84. — Липский В.И. Флора Кавказа // Тр. Тифлисск. бот. сада. Вып. 4. СПб., 1899. 584 с. — Мурадян Л.Г. Анатомическое строение некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Биол. журн. Армении. 1967. Т. 20. № 10. С. 82—91. — Мурадян Л.Г. Анатомия плода представителей родов *Cancrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthesis* в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. 1968. Т. 21. № 10. С. 63—67. — Мурадян Л.Г. Уточнение объемов родов *Tanacetum* L. и *Xylanthemum* Tzvel. на основании карполого-анатомических признаков // Биол. журн. Армении. 1970а. Т. 23. № 2. С. 89—91. — Мурадян Л.Г. Сравнительная анатомия семян представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенезом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1970б. 19 с. — Ханджян Н.С. Сравнительная анатомия плодов некоторых представителей рода *Tripleurospermum* Sch. Bip. // Биол. журн. Армении. 1971. Т. 24. № 9. С. 59—66. — Ханджян Н.С. Анатомия семян некоторых видов рода *Achillea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 346—351. — Ханджян Н.С. Сравнительное морфолого-анатомическое изучение семян *Handelia* и *Achillea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 91—94. — Ханджян Н.С. Критические заметки к роду *Anacyclus* (*Asteraceae* — *Anthemideae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 354—357. — Ханджян Н.С. Морфолого-анатомическое изучение семян кавказских видов *Anthemis* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 978—989. — Целев Н.Н. Род *Otanthus* Hoffmgg. et Link // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. С. 127—129. — Цеткова Л.И. Род *Handelia* Heimerl // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. С. 124—125. — Boissier E. Flora Orientalis. Vol. 3.

Genevae; Basileae, 1875. 1033 p. — *Briquet J.* Etudes carpologiques sur les genres de Composees. *Anthemis*, *Ormenis* et *Santolina* // Ann. Conserv. Jard. Bot. Geneve, 1916. Vol. 18-19. P. 257—287. — *Humphries C.J.* A new genus of the *Compositae* from North Africa // Bot. Notiser. 1977. Vol. 130. P. 155—161. — *Humphries C.J.* A revision of the genus *Anacyclus* L. (*Compositae* : *Anthemideae*) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). 1979. Vol. 7. N 3. P. 83—142. — *Kynčlová M.* Comparative morphology of achenes of the tribe *Anthemideae* Cass. (family *Asteraceae*) and its taxonomic significance // Preslia. 1970. Vol. 42. P. 33—53. — *Reitbrecht F.* Fruchtanatomie und Systematik der *Anthemideae* (*Asteraceae*): Dis. zur Erlangung des Doktorgrades an der philosophischen Fakultät. Wien: Universität, 1974. 160 S.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 13 VIII 1991

УДК 581.8 : 581.4:581.717

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

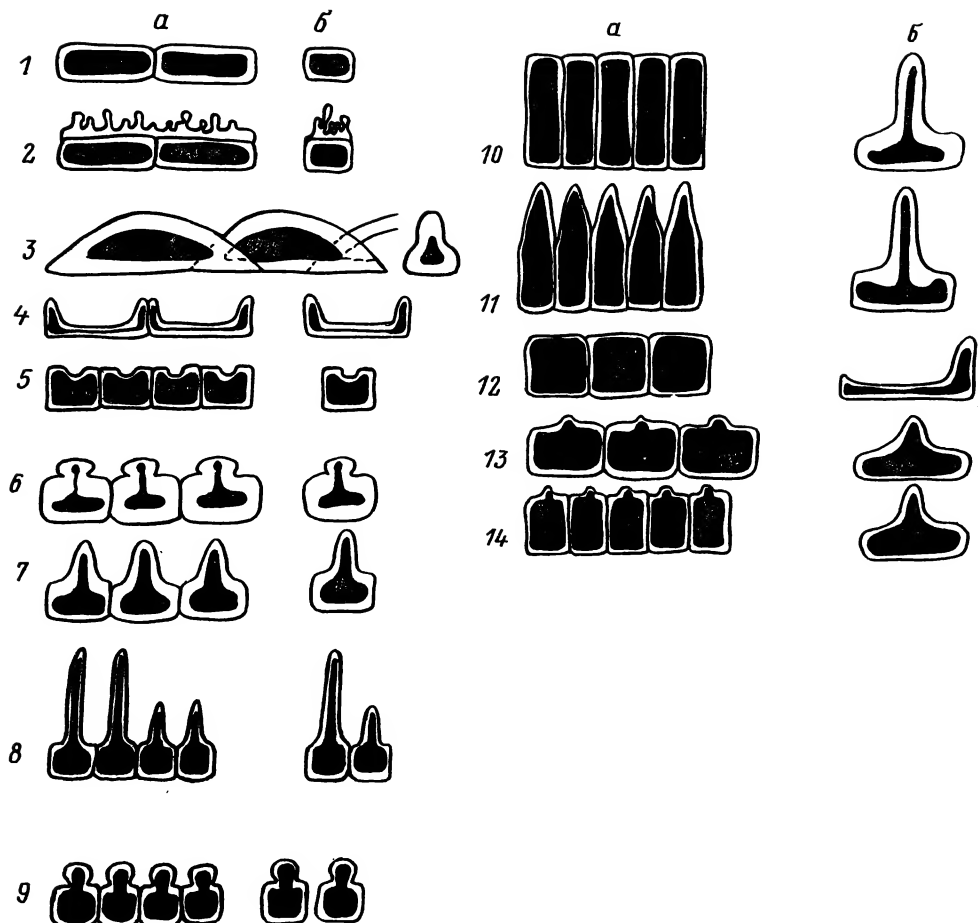
Б. Ж. Кульбаева

ПОВЕРХНОСТЬ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SAXIFRAGACEAE*: ТИПОЛОГИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

B. G. KULBAEVA. SEED SURFACE IN REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *SAXIFRAGACEAE*: TYPOLOGY AND SIGNIFICANCE FOR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

На основании синтеза полученных ранее данных (Кульбаева, 1992а, 1992б) об анатомическом строении и скульптуре поверхности семян камнеломковых (137 видов из 17 родов) выделено 11 типов поверхности семян. При выделении типа учитывались форма клеток экзотесты, их взаиморасположение, направление вытягивания относительно длинной оси семени и кривизны наружной периклиальной стенки. Показана возможность использования признаков поверхности семян как диагностических в систематике и филогении семейства.

Настоящая работа является продолжением серии работ по исследованию строения семян представителей сем. *Saxifragaceae* (Кульбаева, 1988, 1992а, б). Первоначально было установлено, что для камнеломковых характерен единый план анатомического строения семени. Семенная кожа у большинства исследованных видов состоит из тесты и тегмена. Преимущественного развития достигает наружная эпидерма наружного интегумента, клетки которой удлиняются радиально, стенки утолщаются и пропитываются танинами; таким образом, экзотеста становится механическим слоем. По классификации E. Corner (1976), семена с такой семенной кожурой относятся к экзотестальным. У видов *Astilbe* и *Rodgersia* семена, скорее, экзотестально-эндотегминальные, так как клетки эндотегмена с плотным темно-коричневым содержимым и слабо утолщенными клеточными стенками также выполняют механическую функцию. Затем была изучена скульптура поверхности семян с применением сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) для представителей 17 родов (Кульбаева, 1992б) из 28, входящих в семейство. Показано большое разнообразие поверхности семян. При сопоставлении анатомического строения клеток экзотесты и скульптуры поверхности удалось выделить комплексы признаков, которые положены в основу определения типа поверхности семян: форма клеток экзотесты на поперечном и продольном срезах (см. рисунок, 1), взаиморасположение клеток, направление вытягивания относительно длинной оси семени, кривизна НПС экзотесты, тонкий рельеф клеточных стенок. Выделено 11 типов поверхности с 3 подтипами.



Продольный (а) и поперечный (б) срезы семени.

Поверхность семян: 1 — ровная; 2 — микрососочковатая; 3 — выпукло-удлиненно-ячеистая; 4 — вогнуто-ячеистая; 5 — ямчатая; 6 — буторчатая; 7 — сосочковатая; 8 — шиповато-сосочковатая; 9 — ребристая; 10—14 — гребенчатая: гребень сплошной высокий (10), бахромчатый высокий (11), сплошной низкий (12), зубчатый низкий (13), зубчатый высокий (14).

Тип 1 — ровная поверхность (см. рисунок, 1). Форма клеток изодиаметрическая или вытянутая вдоль оси семени. Наружная периклиальная стенка ровная, без выростов и изгибов (см. таблицу-вклейку, 1, 2).

Тип 2 — микрососочковатая поверхность. Форма клеток, как правило, с поверхности не видна вследствие развития толстого слоя кутикулы, маскирующего границы соседних клеток; по анатомическим данным, она может быть изодиаметрической, вытянутой вдоль длинной оси семени. При ровной наружной периклиальной стенке кутикула образует выросты — микрососочки разных форм и размеров (Кульбаева, 1992б) (см. рисунок, 2; табл.-вкл., 3, 4).

Тип 3 — ячеистая поверхность. Клетки экзотесты изодиаметрические, вытянутые более или менее вдоль длинной оси семени или значительно удлиненные. Наружная периклиальная стенка выпуклая или вогнутая. Различаются 3 подтипа: 1) выпукло-удлиненно-ячеистая поверхность (см. рисунок, 3; табл.-вкл., 5, 6); 2) выпукло-ячеистая (см. табл.-вкл., 7, 8); 3) вогнуто-ячеистая (см. рисунок, 4; табл.-вкл., 11, 12).

Тип 4 — ямчатая поверхность. Клетки изодиаметрические. В центре наружной периклиальной стенки образуется углубление в виде ямки (см. рисунок, 5; табл.-вкл., 9, 10).

Тип 5 — бугорчатая поверхность. Клетки изодиаметрические. Наружная периклиальная стенка образует выросты в виде бугорков (см. рисунок, 6), которые могут быть одинаковыми по размеру (см. табл.-вкл., 13, 14) или разными (см. табл.-вкл., 15—19), располагаются по одному на клетку (см. табл.-вкл., 14) или группой на одной клетке (см. табл.-вкл., 20—22).

Тип 6 — сосочковатая поверхность. Клетки изодиаметрические или вытянутые поперек длинной оси семени. Выросты наружной периклиальной стенки в виде сосочка (см. рисунок, 7; табл.-вкл., 23—26).

Тип 7 — шиповато-сосочковатая поверхность. Клетки экзотесты изодиаметрические. Выросты наружной периклиальной стенки на одних клетках в виде шипа, на других — в виде сосочка (см. рисунок, 8; табл.-вкл., 27).

Тип 8 — ячеисто-бугорчатая поверхность. Клетки экзотесты вытянуты вдоль длинной оси семени. Наружная периклиальная стенка образует выросты вдоль клетки в виде борозды (см. табл.-вкл., 28, 29).

Тип 9 — ребристая поверхность. Клетки экзотесты вытягиваются поперек длинной оси семени. Наружная периклиальная стенка образует выросты в виде бугорка, сосочка или волоска. Эти выросты, не соединяясь, располагаются в продольном направлении в ряд, образуя ребро (см. рисунок, 9; табл.-вкл., 30—35).

Тип 10 — гребенчатая поверхность. Клетки экзотесты вытягиваются поперек длинной оси семени. Наружная периклиальная стенка образует выросты в виде сосочка и бугорка, расположенные в центре клетки или асимметрично. Эти выросты, соединяясь в продольном направлении, образуют гребни (см. рисунок, 10—14; табл.-вкл., 36—44). Гребни могут быть сплошными высокими с ровным краем (см. рисунок, 10; табл.-вкл., 36), высокими с бахромчатым краем (см. рисунок, 11; табл.-вкл., 37, 38), сплошными с низким ровным краем (см. рисунок, 12; табл.-вкл., 39, 40), низкими с зубчатым краем (см. рисунок, 13; табл.-вкл., 41, 42) и высокими с зубчатым краем (см. рисунок, 14; табл.-вкл., 43, 44).

Тип 11 — бороздчатая поверхность. Клетки экзотесты очень сильно вытянуты вдоль длинной оси семени, значительно сильнее, чем у остальных типов. Наружная периклиальная стенка слабо выпуклая, образует выросты в виде продольной низкой борозды (см. табл.-вкл., 45, 46).

Тип поверхности как признак может быть использован для определения естественности объема рода, границ родов и секций, установления путей эволюции поверхности семени и степени родства родов внутри семейства.

При изучении 17 родов 13 имеют строго определенный тип поверхности, который является для них диагностическим признаком (табл. 1); 4 рода (*Saxifraga*, *Chrysosplenium*, *Lithophragma*, *Bergenia*) разнотипны по этому признаку.

У представителей рода *Saxifraga* (50 видов) формирует 4 типа поверхности — бугорчатый, ячеисто-бугорчатый, гребенчатый и ячеистый с 2 подтипами. Большая часть видов имеет бугорчатую поверхность с бугорками одного размера или разной величины. По этому признаку виды рода *Saxifraga* объединяются в 2 группы: 1) с бугорками одного размера, равномерно разбросанными на поверхности семени (см. табл.-вкл., 13, 14) или образующими скопления из 3—12 бугорков, что является результатом выпячивания наружной периклиальной стенки одной клетки (см. табл.-вкл., 20—22); 2) с бугорками разной величины, что обусловлено разной степенью вытягивания центральной и периферической частей наружной периклиальной стенки (см. табл.-вкл., 15—18). У наибольшего числа секций рода (по классификации А. Engler, 1891) (табл. 2) имеется бугорчатый тип поверхности с бугорками, одинаковыми по размеру, у 2 секций — бугорчатый тип с бугорками разного размера, у 4 секций — бугорчатый, с

ТАБЛИЦА 1

Типы поверхности семян (1—11) у представителей сем. *Saxifragaceae*

Исследо- ванные роды	Поверхность												
	ров- ная	мик- росочко- ватая	вогну- то-яче- истая	выпук- ло- яче- истая	выпук- ло- удли- ненно- яче- истая	ямча- тая	бугор- чатая	сосоч- кова- тая	ши- пова- то- сосоч- ко- ватая	яче- исто- бугор- чатая	ребри- стая	гребен- чатая	бо- розд- чатая
	1	2	3			4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Saxifraga</i>			+	+			+			+		+	
<i>Chrysosplenium</i>	+	+	+	+							+	+	
<i>Heuchera</i>									+				
<i>Tolmiea</i>									+				
<i>Mitella</i>				+	+								
<i>Tellima</i>					+								
<i>Litho- phragma</i>						+	+						
<i>Tiarella</i>												+	
<i>Boykinia</i>							+						
<i>Peltoboy- kinia</i>							+						
<i>Bolandra</i>							+						
<i>Suksdor- phia</i>							+						
<i>Zahlbruck- nera</i>							+						
<i>Bergenia</i>	+						+						
<i>Astilbe</i>													+
<i>Rodgersia</i>													+
<i>Astilboides</i>					+								

ТАБЛИЦА 2

Типы поверхности семян в секциях рода *Saxifraga*

Секции	Поверхность					
	бугорчатая		гребенчатая	ячеисто- бугорчатая	ячеистая	
	одинаковые бугорки	разные бугорки			выпукло- ячеистая	вогнуто- ячеистая
<i>Hirculus</i>	+					+(1)
<i>Robertsonia</i>	+					
<i>Miscopetalum</i>	+					
<i>Cymbalaria</i>	+					
<i>Diptera</i>	+					
<i>Tridactylites</i>	+	+				
<i>Dactyloides</i>	+(2)	+				
<i>Nephrophyllum</i>	+(1)	+				
<i>Trachyphyllum</i>	+(1)	+				
<i>Kabschia</i>		+				
<i>Euaizoonia</i>		+				
<i>Boraphila</i>			+			+(1)
<i>Porphyrion</i>				+		
<i>Xanthizoon</i>					+	

Примечание. В скобках — число видов с данным типом поверхности.

бугорками одинаковых и разных размеров. Гребенчатый тип поверхности характерен для секции *Boraphila*, ячеистый — для 2 видов из 2 секций, а ячеисто-бугорчатый — для видов секции *Porphyron*.

Неоднородность проявляется даже в способе формирования одного типа поверхности: гребни *Saxifraga punctata* образуются из асимметрично расположенных выростов (см. рисунок, 12), а у *S. sachalinensis* — из выростов, расположенных в центре клетки (см. рисунок, 10, 11, 13, 14). У исследованных ранее (Karlan, 1976; Conolly, 1976) видов рода *Saxifraga* вследствие недостаточности материала описана лишь бугорчатая поверхность; из наших данных следует, что скульптура поверхности значительно разнообразнее. Результаты дают возможность предположить существование внутри рода нескольких секций, однородных по типу поверхности: *Robertsonia*, *Miscopetalum*, *Cymbalaria*, *Diptera*, *Kabschia*, *Euaizoonia*, *Porphyron*, *Xanthizoon*. Секция *Boraphila* отличается от вышеназванных, так как у нее прослеживаются две противоположные тенденции — образование поверхности с выростами НПС и, наоборот, с западающей НПС (см. рисунок, 4; табл.-вкл., 11, 12), образующей ячеи.

Такое резкое различие свидетельствует о неоднородности уже внутри секции. Такими же неоднородными по скульптуре поверхности являются секции *Tridactylites*, *Dactyloides*, *Nephrophyllum*, *Trachyphyllum*, хотя у них различия проявляются не в типе поверхности, а в размере выростов НПС и их локализации. Эти же секции, неоднородные по типу поверхности, гетерогенны и по данным цитологии (Hamel, 1951). J. Hamel (1951) называет их искусственными и вслед за Engler (1891) считает возможным существование подродов и даже нескольких родов в объеме ныне существующего рода *Saxifraga*. Гетерогенность рода подтверждается кариотипом, строением хромосом (Schoennagel, 1931; Damboldt, Podlech, 1964), строением устьиц (Gorenflott, 1971; Moreau, 1971) и морфогенезом цветка (Klopfer, 1973). Более гомогенен род по флавоноидному составу, но и здесь выделяются 2 секции — *Diptera* и *Boraphila* (Jay, 1970).

Род *Chrysosplenium* разделен Н. Нара (1957) на 17 серий. Нами исследовано 11 серий (31 вид), у которых выделяются 5 типов поверхности семян с 2 подтипами (табл. 3). У большинства видов (около 70 %) микрососочковатая поверхность, характерная только для этого рода. Далее по частоте встречаемости следуют ячеистая поверхность (4 серии), ребристая (3) и гребенчатая (2). Однородными по типу поверхности являются 6 серий из 11 исследованных, 5 из них имеют микрососочковую поверхность с толстым слоем кутикулы. Большая часть серий неоднородна по типу поверхности, что, возможно, свидетельствует об их искусственности. Гетерогенность рода подтверждается данными цитологии

ТАБЛИЦА 3
Типы поверхности семян в сериях рода *Chrysosplenium*

Серии	Поверхность					
	ровная	микро- сочковатая	ячеистая		ребристая	гребенчатая
			выпукло- ячеистая	вогнуто- ячеистая		
<i>Valdivica</i>		+				
<i>Oppositifolia</i>					+	
<i>Delavayia</i>			+			+
<i>Nepalensis</i>		+	+		+	
<i>Sinica</i>		+				
<i>Macrostemon</i>		+			+	+
<i>Ovalifolia</i>	+	+	+			
<i>Alternifolia</i>		+	+	+		
<i>Lanuginosa</i>		+				
<i>Petaloides</i>		+				
<i>Macrophylla</i>		+				

(Hamel, 1953), строением устьиц (Moreau, 1984), биохимическим составом (Jay, 1967). Описана гетерогенность серий рода *Chrysosplenium* (23 вида) по типу поверхности семян (Kaplan, Strohschneider, 1984); выделенные авторами типы поверхности отличаются от принятых нами (Кульбаева, 1992б). Принадлежность рода *Chrysosplenium* к сем. *Saxifragaceae* является предметом дискуссий. Установленное единство анатомического строения семенной кожуры (Кульбаева, 1992а) у *Chrysosplenium* и остальных родов камнеломковых свидетельствует о правомерности его положения в семействе. Однако очевидна изолированность этого рода, что подчеркивается образованием у большинства видов особого типа поверхности семян — микрососочковатого. Это согласуется с данными по кариотипу (Sponberg, 1972), морфогенезу цветка (Klopfer, 1973), биохимическому составу (Jay, 1967, 1970) и собственному типу эмбриогенеза (Kaplan, 1976). Таким образом, разнородность по типу поверхности, вероятно, может свидетельствовать об искусственности родов *Chrysosplenium* и *Saxifraga*.

Согласно F. Netolitzky (1926), исходной (примитивной) является ровная поверхность семян. Мы считаем, что у камнеломковых эволюция развития поверхности семян шла по двум направлениям. У большинства родов и видов наблюдается тенденция к развитию выпуклой НПС с дальнейшим появлением разных выростов — бугорков, сосочков и шипов (около 70 %), у остальных развитие связано с формированием вогнутой НПС вплоть до полного ее западания с образованием ячеистой структуры (табл. 1).

У большинства видов рода *Bergenia* поверхность ровная, а у 2 — бугорчатая. Эти виды, принадлежащие к серии *Ciliatae*, самые молодые в роде *Bergenia*, более эволюционно продвинутые и приуроченные к высотному распространению (Борисова, 1956).

Виды рода *Lithophragma* характеризуются однообразным анатомическим строением семенной кожуры, но наличием 3 типов поверхности — выпукло-ячеистого, бугорчатого и сосочкового. R. Taylor (1965) приводит схему возможного эволюционного развития видов внутри рода, построенную на основании морфологии вегетативных органов. Исходными видами являются *L. heterophylla* и *L. parviflora*. От них, возможно, в результате межвидовой гибридизации образовались *L. tenellum*, *L. scabrella* и *L. affine*. Непосредственно от *L. heterophylla* произошел вид *L. cymbalaria*. Можно предположить, что исходной для рода *Lithophragma* является бугорчатая поверхность; при удлинении бугорка образуется сосочковатая поверхность (*L. tenellum*, *L. scabrella*, *L. cymbalaria*), при редукции его — выпукло-ячеистая (*L. affine*).

Нара (1957) рассматривает род *Chrysosplenium* как очень древний по происхождению. Это подтверждается особенностями строения поверхности семян; у большинства представителей рода семена с ровной микрососочковатой поверхностью. Однако у видов из вторичного центра видообразования формируется скульптура более специализированного типа — ребристая или гребенчатая.

Представители родов *Astilbe* и *Rodgersia*, произрастающие в первичном для семейства центре видообразования, обладают самой примитивной поверхностью — ровной слабобороздчатой.

У *Saxifraga* выявить взаимосвязи типов поверхности очень сложно из-за отсутствия полной информации о структуре семян всех видов. Род *Saxifraga* возник в горах Восточной Азии (Engler, 1872). D. Savile (1975) считает, что анцестральные гипотетические растения были похожи на *Astilbe*. Они дали 2 ветви — западную и восточную, от которых взяли начало 5 вторичных центров видообразования (Engler, 1872), в том числе и в Северной Америке, где Savile (1975) предполагает возникновение самостоятельного очага видового и родового разнообразия. Н.В. Шилова (1988) на основании литературных данных делает вывод, что в составе рода *Saxifraga* имеются относящиеся к разным секциям, различающиеся по возрасту и степени продвинутости потомки различных исходных типов, развитие которых в прошлом длительное время было изолированным

и приуроченным к разным экологическим условиям. Это хорошо прослеживается на примере семян секции *Boraphila*, большая часть видов которой относится к более специализированной филогенетической линии развития и входит, по данным Шиловой (1988), в одну морфологическую группу. По нашим данным, виды этой секции имеют один (гребенчатый) тип поверхности.

Другой аспект использования данных о строении семян — это определение границ родов и секций, установление родственных связей между таксонами разного ранга, особенно между родами.

Роды *Boykinia*, *Bolandra*, *Suksdorphia* образуют группу с одним типом поверхности — бугорчатым. Но у *Boykinia* поверхность складывается из клеток с одним бугорком, у *Suksdorphia* — из клеток с бугорком и без него, а у *Bolandra* бугорки различаются по форме и размерам. R.J. Gornall, B.A. Bohm (1985) считают роды этой группы родственными по признакам анатомии листа, строению пыльца и флавоноидному составу. Сходство в строении указывает на близкое родство этих таксонов, различие — на самостоятельность родов. У семян *Peltoboykinia* сосочковая поверхность, которая по сути является развитием бугорчатого типа. Naga (1957) выделил вид *Peltoboykinia tellimoides* из рода *Boykinia* в отдельный монотипный род *Peltoboykinia*, а *Boykinia lycocotonifolia* — в род *Neoboykinia*. По структуре семян, выявленной нами, различия между *Boykinia* и *Peltoboykinia* очевидны; между *B. lycocotinifolia* и другими видами рода *Boykinia* таких различий обнаружить не удалось. По данным Gornall, Bohm (1985), *Neoboykinia* в ранге секции сохраняется в составе рода *Boykinia*, а *Peltoboykinia* возводится в ранг самостоятельного рода. Роды *Suksdorphia* и *Bolandra*, несмотря на близкое сходство с *Boykinia* по анатомо-морфологическому строению семян, являются родственными, но вполне самостоятельными родами.

Что касается рода *Zahlbrucknera* (бывший *Discogyne*), выделенного Энглером из рода *Saxifraga* (Sponberg, 1972), то его семена совершенно не отличаются от семян *Saxifraga* с бугорчатой поверхностью (в частности, *S. cartilaginea*) ни по анатомическому строению покровов, ни по типу поверхности, включая топографию бугорков.

Только роды *Astilbe* и *Rodgersia* имеют бороздчатую поверхность семян. Для этих родов характерно также образование экзотестально-эндотегминальных семян в отличие от экзотестальных семян у всех остальных родов. Таким образом, выделенные А.Л. Тахтаджяном (1987) трибы *Astilbeae* и *Saxifrageae* четко различаются по признакам строения семян. Обладая примитивными признаками, представители родов *Astilbe* и *Rodgersia* имеют и продвинутые черты в строении семян, в частности образование халазального выроста семенной кожуры — крыла. Такое же крыло характерно и для *Astilboides*, но у данного рода отсутствует эндотегмен в семенной кожуре (Кульбаева, 1992а), поэтому он отнесен нами к другой группе. Бросается в глаза скудность признаков поверхности семян *Astilboides*. По анатомическим признакам J.E. Krach (1976) вслед за A. Lebegue (1950) относит его к сем. *Peltiphyllaceae*, что подтверждается также сходством морфологии вегетативных органов. S. Sponberg (1972) предполагает, что морфологическое сходство *Astilbe*, *Rodgersia* и *Astilboides* есть результат эволюционной конвергенции, а Jay (1970) на основании химических данных отделяет *Astilboides* от *Astilbe* и *Rodgersia*.

Таким образом, установление типа поверхности семян как диагностического признака может быть весьма полезным как для систематики, так и для филогении таксонов разного уровня.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова А.Г. Бадан (*Bergenia*), его систематика и хозяйственное значение // Тр. БИН. Растительное сырье. 1956. Сер. 5. Вып. 4. С. 297—339. — Кульбаева Б.Ж. Анатомо-морфологическая характеристика некоторых представителей родов *Heuchera* и *Tolmiea* (*Saxifragaceae*) // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 8. С. 1120—1126. — Кульбаева Б.Ж. Анатомия семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 3. С. 36—49. —

Кульбаева Б.Ж. Поверхностная структура семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 19926. Т. 77. № 4. С. 61—68. — Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 211 с. — Тахтаджян А.Л. *Saxifragaceae* // А.Л. Тахтаджян. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 147—148. — Conolly A. Use of the scanning electron microscope for the identification of seeds with special reference to *Saxifraga* and *Papaver* // Folia Quatern. 1976. N 47. P. 29—31. — Corner E.I.H. The seeds of Dicotyledons. London etc., 1976. Vol. 1, 2. — Damboldt I., Podlech D. Zytotaxonomische Untersuchungen an *Saxifraga* L. // Ber. Deuts. Bot. Ges. 1964. Bd 77. H. 9. S. 28—86. — Engler A. Monographie der Gattung *Saxifraga* L. Breslau, 1872. 230 S. — Engler A. *Saxifragaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1981. Bd 3. Abt. 2a, 3. H. 16. S. 41—64. — Gorenflott R. Interêt taxonomique et phylogénétique des caracteres stomatiques (application à la tribu des *Saxifragacées*). Boissiera, 1971. T. 19. P. 181—192. — Gornall R.J., Bohm B.A. A monograph of *Böykinia*, *Peltoböykinia*, *Bolandra* and *Sukadorfia* (*Saxifragaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. N 1. P. 1—71. — Hamel J. Notes préliminaires à l'étude caryologique des *Saxifragacées*. VI // Bull. Mus. Nat. Hist. natur. Paris, 1951. Sér. 2. T. 23. N 4. P. 651—654. — Hamel J. Contribution à l'étude cyto-taxonomique des *Saxifragacées* // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1953. T. 14. Fasc. 3-4. P. 113—313. — Hara H. Synopsis of the genus *Chrysosplenium* L. (*Saxifragaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 3. 1957. Vol. 7. P. 1—90. — Jay M. Distribution des flavonoides chez les *Saxifragacées* // C.R. Acad. Sci. Paris, 1967. T. 264. N 15. Sér. D. P. 1754—1756. — Jay M. Quelques problèmes taxinomiques et phylogénétiques des *Saxifragacées* // Bull. Mus. Nat. Hist. natur. Paris, 1970. Sér. 2. T. 42. N 4. P. 754—775. — Kaplan K. Zur Embryologie und Systematik der Gattung *Saxifraga* // Bot. Jahrb. 1967. Bd 97. H. 1. S. 61—71. — Kaplan K., Strohschneider M. Micromorphologische Untersuchungen an Samenoberflächen in der Gattung *Chrysosplenium* // Bot. Jahrb. 1984. Bd 104. H. 4. S. 469—482. — Klopfer K. Florale Morphogenese und Taxonomie der *Saxifragaceae* sensu lato // Feddes Repert. 1973. Bd 84. H. 7-8. S. 475—516. — Krach J.E. Samenatomie der Rosifloren. I. Die Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60. — Lebegue A. Note préliminaire à l'étude embryogénique des *Saxifragacées*: Genre *Saxifraga* // Bull. Mus. Nat. Hist. natur. Paris, 1950. Sér. 2. T. 22. N 5. P. 611—614. — Moreau F. Apport des caractères stomatiques à la taxinomie et à la phylogénie des *Saxifragacées* // Bull. Soc. Bot. France. 1971. T. 118. N 5-6. P. 381—428. — Moreau F. Contribution phytodermologique à la systématique des *Saxifragacées* s. st. et des *Crassulacées* // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1984. T. 7. Fasc. 1. P. 31—92. — Netolitzk F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handbuch Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 151—153. — Savile D.B.O. Evolution and biogeography of *Saxifragaceae* with guidance from their rust parasites // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 2. P. 354—361. — Schoennagel E. Chromosomenzahl und Phylogenie der *Saxifragaceen* // Bot. Jahrb. 1931. Bd 64. H. 2/3, 4. S. 266—308. — Sponberg S.A. The genera of *Saxifragaceae* in the soitheastern United States // J. Arnold Arb. 1972. Vol. 53. N 4. P. 409—498. — Taylor R. L. The genus *Lithophragma* (*Saxifragaceae*) // Univ. Calif. Publ. Bot. 1965. Vol. 37. P. 1—122.

Ботанический институт
им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 IX 1990

УДК 576. 316.7:582.893.6 (571.6)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

С. А. Волкова

О КАРИОТИПЕ *BUPLEURUM ATARGENSE* (APIACEAE)

S. A. VOLKOVA. ON THE KARYOTYPE OF *BUPLEURUM ATARGENSE* (APIACEAE)

Впервые изучен кариотип *Bupleurum atargense*. Установлено диплоидное число хромосом ($2n = 14$) и приведены данные по морфологии хромосом.

Новый вид *Bupleurum atargense* Gorovoi (Gorovoy, 1990) описан из окр. пос. Атарган Магаданской обл. Определение числа хромосом и изучение кариотипа этого вида проведены на образцах растений, собранных в «locus classicus».



Рис. 1. Метафазная пластинка *Bupleurum atargense*.
Масштабная линейка — 10 мкм.

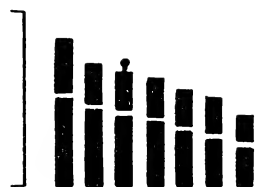


Рис. 2. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Bupleurum atargense*.
Масштабная линейка — 5 мкм.

Материал для работы был собран во время экспедиции П.Г. Горовым и В.И. Барановым в сентябре 1986 г. Кариологическое изучение проводили на давленных препаратах кончиков корней проростков семян. Семена проращивали в чашках Петри при комнатной температуре после стратификации. Прорастали они обычно через 3 недели после посева. Кончики корней преобразовывали 0.1%-м раствором колхицина в течение 2 ч, затем фиксировали смесью Карнуа (6:3:1) и окрашивали по Фельгену с предварительным гидролизом в 50%-й HCl в течение 18—20 мин при комнатной температуре. Затем меристемную часть корня раздавливали на предметном стекле в 45%-й уксусной кислоте, готовили временные препараты, которые после предварительного изучения переводили в постоянные. Исследование кариотипа проводили на микроскопе Amplival.

Измеряли хромосомы на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата РА-7. Для характеристики кариотипа было отобрано 10 метафазных пластинок. Средняя ошибка измерений составляет $\pm 3\%$. Морфологический тип хромосом определяли по центромерному индексу I^c , используя терминологию, предложенную Н.Д. Агаповой и В.Г. Грифом (1982).

При кариологическом изучении *B. atargense* установлено диплоидное число хромосом $2n = 14$ (рис. 1), которое прежде для дальневосточных володушек не указывалось.

Характеристика хромосомного набора представлена в таблице и на рис. 2. Кариотип *B. atargense* состоит из метацентрических (I, V—VII) и субметацентрических (II—IV) хромосом. Первая пара хромосом наиболее крупная, ее длина составляет 4.07 мкм. Остальные шесть пар хромосом более мелкие, постепенно убывающие по длине (3.32—1.87 мкм). Общая длина гаплоидного набора 19.96 мкм. На коротком плече третьей пары обнаружен маленький точечный спутник.

Сравнение кариотипа *B. atargense* с ранее исследованными *B. komarovianum* Lincz. — $2n = 8$, *B. scorzonrifolium* Willd. — $2n = 12$ (Горовой и др., 1979; Corovoy et al., 1980) и *B. longiradiatum* Turcz. — $2n = 12$, *B. sachalinense* Fr. Schmidt — $2n = 12$ (Gorovoy, Volkova, 1987) показало, что изученные образцы — диплоиды с разными числами хромосом. Кариотипы представлены мета- и субметацентриками. Возможно, эти типы хромосом характерны для дальневосточных володушек. У всех указанных видов выявлено наличие маленьких точек точечных спутников, которые присутствуют у второй или третьей пары хромосом.

Параметры кариотипа гаплоидного набора *Bupleurum atargense*

Хромосомные пары	Длина плеча, мкм	Длина хромосомы, мкм	Г ^c , %	Относительная длина, %
I	2.52+1.55	4.07	38.08	20.39
II	2.21+1.11	3.32	33.43	16.63
III	1.99+1.08	3.07	35.18	15.38
IV	1.79+1.02	2.81	36.30	14.08
V	1.51+1.03	2.54	40.55	12.73
VI	1.32+0.96	2.28	42.11	11.42
VII	1.12+0.75	1.87	40.11	9.37

Примечание. * Хромосомы со спутниками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аганова Н.Д., Гриф В.Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1280—1284. — Горовой П.Г., Кетриц Л.М., Гриф В.Г. Таксономическое и кариологическое изучение *Bupleurum komarovianum* Lincz. и *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd. (*Apiaceae*) из Приморья. // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42—46. — Gorovoy P.G., Ketritz L.M., Griff V.G. A study of East Asian *Bupleurum «falcatum»* // Feddes Repert. 1980. Bd 91. H. 1-2. S. 57—62. — Gorovoy P.G., Volkova S.A. A morphological, geographical and karyological study of East Asian *Bupleurum longiradiatum* Turcz. and *B. sachalinense* Fr. Schmidt // Feddes Repert. 1987. Bd 98. H. 7-8. S. 383—389. — Gorovoy P.G. New species of the genus *Bupleurum* L. from Northeast Asia // Feddes Repert. 1990. Bd 101. H. 9-10. S. 429—433.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВО РАН
Владивосток

Получено 12 XI 1991

УДК 582.57:581.4+581.522.4+58.71

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

В. А. Черемушкина

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ПОДРОДЕ *RHIZIRIDEUM* РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

V. A. CHEREMUSHKINA. THE EVOLUTION OF LIFE FORMS IN THE SUBGENUS *RHIZIRIDEUM* OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

Описан внешний облик предполагаемого предка луков и показаны возможные пути эволюции жизненных форм в пределах секций. Установлено, что основные направления эволюции определились изменением климата — похолоданием и аридизацией. Боковые линии связаны с освоением различных субстратов и вхождением в уже сформированные ценозы. Эволюция жизненных форм в разных систематических группах (секциях) шла параллельно, что отразилось на возникновении одинаковых приспособлений к сходным условиям обитания.

Род *Allium* L. включает в себя более 500 видов, распространенных главным образом в северном полушарии. Луки произрастают в основном в горных районах Циркумбореальной, Восточноазиатской, Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областей, и только небольшое их число встречается в Северной и Центральной Америке (Ownbey, 1951; Traub, 1968; Камелин, 1973). В Евразии наиболее богаты этими видами горные районы Юго-Западной, Средней и Центральной Азии, а также горы юга Сибири (Введенский, 1935; Stearn, 1978; Фризен, 1988). Род в систематическом и филогенетическом плане очень сложный. Несмотря на многочисленные работы (Введенский, 1935; Traub, 1968; Wendelbo,

1969; Камелин, 1973; Stearn, 1978; и др.), до сих пор не существует единого мнения о системе и филогении луков.

Подрод *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo большинством исследователей признается наиболее древним в роде (Ekberg, 1969; Wendelbo, 1969; Stearn, 1978) на основании наличия корневища и не всегда хорошо выраженной луковичы. Жизненные формы корневищных луков разнообразны (Черемушкина, 1988). Поскольку в конкретных таксонах признаки жизненной формы все чаще рассматриваются наравне с признаками генеративной сферы (Tomlinson, 1970; Серебрякова, 1971, 1979; Шулькина, 1984; и др.), было бы интересно выявить возможные пути эволюции жизненных форм видов этого крупного подрода.

В качестве объектов были изучены в природных местообитаниях и в культуре в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН виды 13 из 15 секций подрода. Сравнение признаков жизненных форм и их трансформации позволило выделить первичные и производные признаки и описать предполагаемый облик предкового типа корневищных луков. Это, вероятно, был травянистый, длительно вегетирующий, слабо ветвящийся розеточный гемикриптофит с полициклическими побегами, косым нарастанием корневища и быстрым его отмиранием, мезофит, корни которого обладали слабой контрактильной способностью.

В пределах подрода распределение примитивных и продвинутых признаков жизненной формы по таксонометрическим категориям разнообразно, что затрудняет иллюстрацию эволюции жизненных форм на примере конкретных видов в пределах подрода. Из таблицы видно, что секции подрода отличаются высокой степенью гетеробатмии, что, согласно утверждению А.Л. Тахтаджяна (1964), является признаком древности филума. Выделенные нами возможные направления эволюции признаков жизненной формы позволили представить ряды эволюции жизненных форм в пределах отдельных секций.

Наличие анцестральных признаков биоморфы у видов секций *Petroprason*, *Rhizirideum*, *Reticulato-bulbosa*, *Anguinum*, приуроченность обитания их представителей к степным горным склонам, часто закустаренным, и значительная древность (во всяком случае плиоценовая) *Allium victorialis* (Попов, 1963), *A. obliquum* (Дидух и др., 1982), *A. strictum* (Омельчук, 1962) позволяют считать, что возраст предкового типа подрода по крайней мере неогеновый. Распространен он был на невысоких склонах гор Ангарида, где, по мнению многих исследователей (Синицын, 1962; Юрцев, 1981; Малышев, Пешкова, 1984), уже в раннетретичное время существовали безлесные пространства с мезофильными и ксерофильными типами растений, что подтверждается палеоботаническими и палинологическими данными (Кулькова, 1971; Томская, 1981; и др.).

В связи с изменением климата в третичное время (похолодание) перестройка жизненной формы предкового типа отразилась на изменениях способа нарастания и ритма развития. Возникновение горизонтально нарастающих короткокорневищных форм с запасающей функцией корневищ обеспечило заселение сухих и более холодных местообитаний (секция *Rhizirideum*), при этом сохранились аperiодичность, гемикриптофитность, мезофильность, полициклическость побегов, но менялся ритм развития: уменьшалась внутривершинная и увеличивалась вневершинная фазы развития. Адаптация к произрастанию их в низкотравных сообществах шла также по линии сокращения длины влагалища листа и формирования розетки листьев, находящейся близко от поверхности почвы. В резко континентальном климате розеточные приземистые формы оказались в более благоприятных термических условиях.

Косовертикально нарастающие короткокорневищные формы частично погружались в субстрат (секция *Reticulato-bulbosa*). Хорошим приспособлением, увеличившим холодостойкость видов секции, вероятно, стал появившийся сетчатый покров почки. Усиление сезонности климата способствовало перестройке ритма: удлинялась внутривершинная и уменьшалась вневершинная фазы развития побега, побег становился озимым моноциклическим. Геофитность и озимость

Основные признаки жизненных форм у некоторых корневищных луков

Виды	Первичные признаки								
	аперидичность	мезофильность	гемикриптофиты	весеннее заложение соцветий	зеленый предлист	отсутствие луковичы	отсутствие запасов чешуй	полицикличность	корневище коротко-вертикальное
Секция <i>Rhizirideum</i>									
<i>A. senescens</i> L.	+	—	+	+	+	—+	+	+	—
<i>A. rubens</i> Schrad. ex Willd.	+	—	+	+	+	—	+	+	—
<i>A. nutans</i> L.	+	—	+	+	+	—	+	+	—
<i>A. angulosum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>A. anisopodium</i> Ledeb.	+	—	+	+	+	+	+	+	—
Секция <i>Caespitosoprasum</i> Friesen									
<i>A. bidentatum</i> Fisch. ex Prokh.	+	—	+	+	+	+	+	+	—
Секция <i>Butomisa</i> (Salisb.) Kam.									
<i>A. ramosum</i> L.	+	—	+	+	+	+	+	+	—
Секция <i>Rhizomatosa</i> Egor.									
<i>A. caespitosum</i> Siev. ex Bong. et Mey.	+	—	—	+	+	+	+	+	—
Секция <i>Petroprason</i> Herm.									
<i>A. obliquum</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>A. platyspathum</i> Schrenk	—	+	—	—	—+	+	+	—	+
<i>A. hymenorhizum</i> Ledeb.	—+	+	+	—	—	—	+	+	+
Секция <i>Oreiprasum</i> Herm.									
<i>A. goloskokovii</i> Vved.	+	—	+	—	—	—	—	+	+
Секция <i>Phyllodolon</i> (Salisb.) Prokh.									
<i>A. altaicum</i> Pall.	+	—	+	—	—	—	—	+	+
Секция <i>Cepa</i> (Mill) Prokh.									
<i>A. galanthum</i> Kar. et Kir.	+	—	+	—	—	—	—	+	+
Секция <i>Schoenoprasum</i> Dumort									
<i>A. schoenoprasum</i> L.	+	—	—	—+	—+	—+	—+	+	—
<i>A. karelinii</i> Poljak.	+	—	—	—+	—	—	—	+	—
<i>A. altynolicum</i> Friesen	+	—	—	—+	—+	—	—	+	—
Секция <i>Annuloprasum</i> Egor.									
<i>A. atrosanguineum</i> Kar. et Kir.	+	—	—	—+	—+	+	+	+	+
Секция <i>Reticulato-bulbosa</i> R. Kam.									
<i>A. lineare</i> L.	+	+	—	—	—	+	+	+	+
<i>A. oreoprasum</i> Schrenk	+	—	—	—	—	+	+	+	+
Секция <i>Campanulata</i> R. Kam.									
<i>A. barsczewskii</i> Lipsky	—	+	—	—	—	+	+	—	—
Секция <i>Anguinum</i> G. Don fil ex Koch.									
<i>A. victorialis</i> L.	—	+	+	—	—	+	+	—	+

Примечание. «+» — первичный признак, «—» — производный.

побегов могли быть важной преадаптацией к расселению в третичной лесостепи, так как давали возможность видам уйти от конкуренции с более сильными видами и использовать начало осени для продления вегетации.

При наступлении с севера аркто-третичной флоры (Попов, 1963), вероятно, из предкового типа отселектировались виды секции *Anguinum*. Вхождение в лесные сообщества стало возможным только после изменения ритма развития и специализации морфологической структуры. Наряду с такими древними признаками, как мезофильность, косовертикальное нарастание корневища и медленное заложение фитомеров, для видов этой секции характерна специализация ритма (ранневесенняя гемизефемероидность) и морфологической структуры (автономность внутривидовых процессов, сокращение внепочечной фазы развития, сокращение числа метамеров на побеге, наличие низовой формации листьев, геофитность).

Дальнейшая аридизация климата в середине неогена, а также интенсивные широтные горообразовательные процессы, сопровождавшиеся общим похолоданием климата, привели, во-первых, к образованию обширных свободных пространств, а во-вторых, к отделению территории Центральной Азии от Ангаро-Саянской страны, где в это время формировались пустынные степи (Криштофович, 1955; Синицын, 1962; Быков, 1979). Увеличение сухости воздуха и почвы привели к трансформации жизненных форм, причем в разных линиях эволюции процессы шли конвергентно.

В секциях *Rhizirideum*, *Caespitosoprason* и *Rhizomatosa* (рис. 1) у современных видов прослеживается изменение жизненных форм — от рыхлых дерновинных с запасающей функцией корневища (типа *A. senescens*) к плотным дерновинным (типа *A. anisopodium*) — в результате увеличения интенсивности ветвления, погружения почки возобновления в почву, частичной потери корневищем запасающей функции. Листья становятся ксероморфными. В ксерических экстрааридных условиях, например, в Центральной Азии возникают сверхплотные дерновинные формы (*A. bidentatum*, *A. polyrhizum* Turcz. ex Regel из секции *Caespitosoprason*), для которых характерны полная ксероморфность листьев, большой запас спящих почек на корневище, очень маленький годичный прирост корневища без запасающей функции, появление характерных «войлочных» покровов почки у большинства видов. У *A. polyrhizum* корни могут запасать воду (Попова, 1977), что позволило ему продвинуться далеко к югу. Вероятно, конечным этапом трансформации жизненных форм этого ряда надо считать жизненную форму видов подрода *Bromatorrhiza* Ekb., где запасающая функция полностью переходит к корням. Виды этого подрода, описанные L. Ekberg (1969), произрастают в высокогорьях Тибета и Гималаев. Боковые линии эволюции жизненных форм в этой секции связаны с изменением интенсивности ветвления и формированием луковичы (запасные вещества откладываются не только в корневище, но и во влагалищах листьев) при освоении разных субстратов и фитоценозов. Происходило это, видимо, в конце третичного—начале четвертичного периодов, когда в результате сначала орогенических процессов, а затем наступления и отступления ледника освобождались территории в Евразии (Вдовин, 1976). Этот период рассматривается многими исследователями как основной период видообразования в горных районах Сибири, Центральной и Средней Азии, Европы (Криштофович, 1955; Куминова, 1963; Попов, 1963; и др.). На более позднее формирование плотных дерновинных и однопобеговых луковичных форм с запасающим корневищем указывает, с нашей точки зрения, и поливариантность онтогенетического развития большинства видов секции, выражающаяся в образовании у одного вида в разных эколого-центрических условиях нескольких жизненных форм и возможности их взаимных переходов.

Длиннокорневищно-кустовая жизненная форма (*A. caespitosum*, секция *Rhizomatosa*) возникла как результат приспособления к сыпучим пескам. Видимо, исходной была жизненная форма *A. mongolicum* Regel (секция *Rhizirideum*).

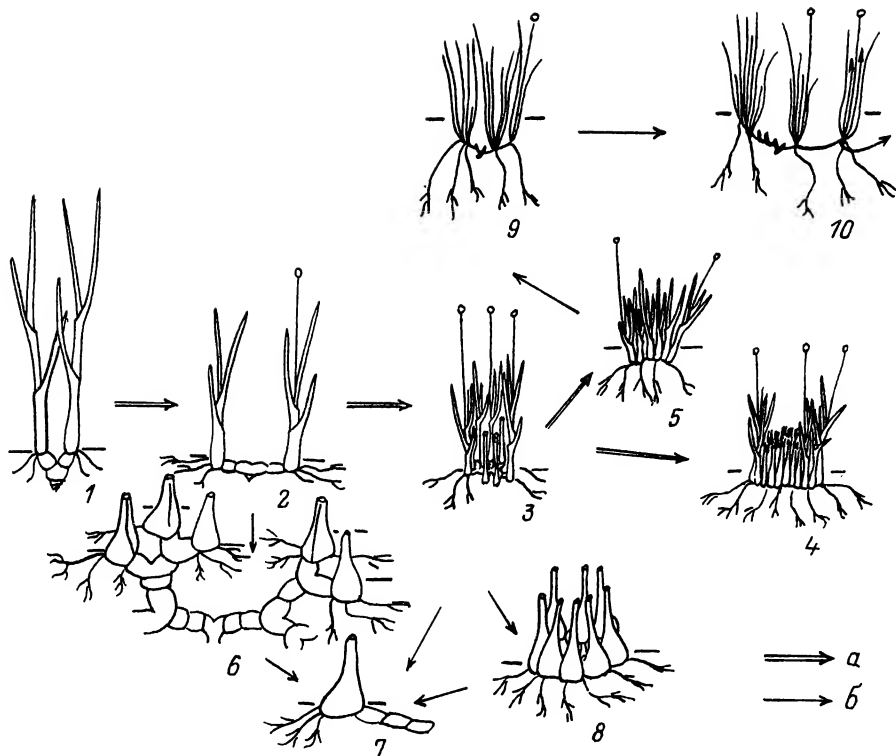


Рис. 1. Схема возможных путей эволюции жизненных форм с горизонтальным нарастанием корневища в секциях *Rhizirideum*, *Rhizomatosa*, *Butomisa* (на модельных видах).

a — основное направление эволюции, *b* — боковые направления эволюции. Жизненная форма: 1 — предковый тип; 2 — рыхлая дерновинная, безлуковичная, гемикриптофит (*A. senescens*); 3 — плотная дерновинная, безлуковичная, гемикриптофит (*A. aramosum*); 4 — сверхплотная дерновинная, безлуковичная, гемикриптофит (*A. bidentatum*); 5 — плотная дерновинная, безлуковичная, геофит (*A. mongolicum*); 6 — располагающаяся дерновинная, луковичная, гемикриптофит (*A. nutans*); 7 — условно «однобогояз», луковичная и безлуковичная, гемикриптофит (*A. nutans*); 8 — плотная дерновинная, луковичная, гемикриптофит (*A. rubens*); 9 — рыхлостебельная, геофит (*A. caespitosum*); 10 — длиннокорневищно-кустовая, геофит (*A. caespitosum*).

Близость этих видов подтверждается строением цветка и соцветия (Егорова, 1977), внешним строением семени, а также приуроченностью в настоящее время *A. mongolicum* к песчаным субстратам Центральной Азии, в частности к пескам северо-западной Монголии. Более позднее возникновение *A. caespitosum* подтверждается и более поздним происхождением песчаных массивов в Восточном Казахстане. По мнению многих исследователей, пески Черного Иртыша, четвертичные по происхождению (Соколов, 1977), были связаны с песками Балхаш-Алакульской впадины. Связь между песчаными территориями оборвалась, вероятно, в верхне-четвертичную эпоху, которая характеризовалась крупными тектоническими движениями в горных областях Восточного Казахстана (Соколов, 1977).

Наличие двух жизненных форм у *A. caespitosum* и их формирование в зависимости от степени подвижности песка позволяют выстроить следующий возможный эволюционный ряд: сверхплотная дерновина с быстрым отмиранием побега (*A. mongolicum*, неподвижный субстрат)—рыхлый куст (*A. caespitosum*, слабо подвижный субстрат)—длиннокорневищно-кустовая жизненная форма (*A. caespitosum*, подвижный субстрат) (рис. 1).

Такой же путь эволюции жизненных форм — от рыхлой дерновинной до сверхплотной дерновинной, отражающей усиление аридности и континентальности климата в неогене, прослеживается и для видов секции *Reticulato-bulbosa*

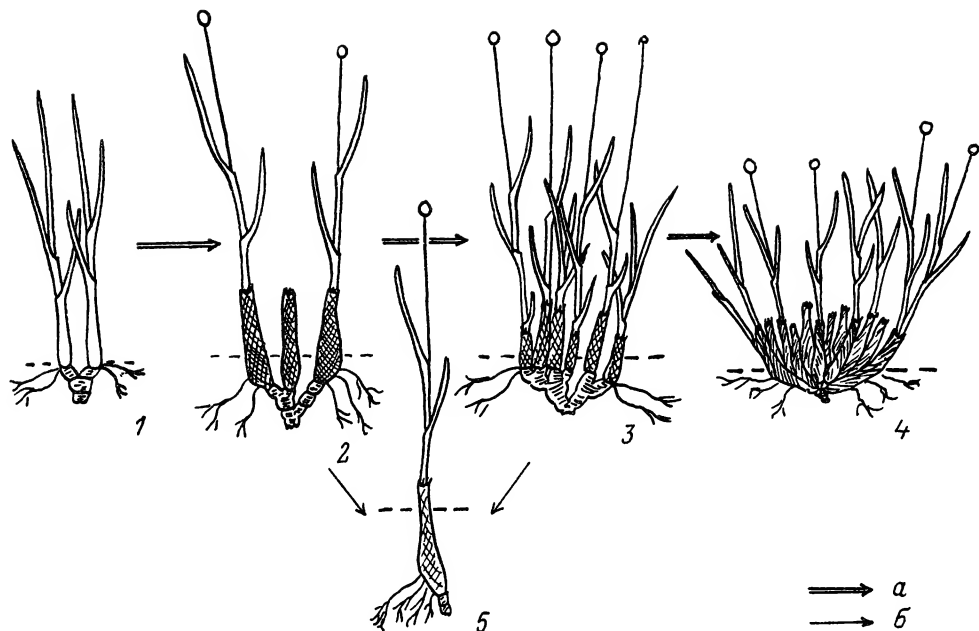


Рис. 2. Схема возможных путей эволюции косовертикально нарастающих безлуковичных жизненных форм в секции *Reticulato-bulbosa* (на модельных видах).

a — основное направление эволюции, *б* — боковые направления эволюции. Жизненные формы: 1 — предковый тип; 2 — рыхлая дерновинная, гемикриптофит (*A. lineare*); 3 — плотная дерновинная, гемикриптофит (*A. oreoprason*); 4 — сверхплотная дерновинная, гемикриптофит (*A. eduardii*); 5 — условно «однобеговая», геофит (*A. lineare*, *A. strictum*).

(рис. 2). Особенности малого жизненного цикла — озимость побегов, увеличение внутрипочечной фазы развития побега возобновления — способствовали наибольшему расцвету этой секции в районах с горным средиземноморским типом климата (в горах Средней Азии) — засушливым летом и влажной осенью. Усиление аридности климата у некоторых видов этой группы отразилось на перестройке разветвленного побега возобновления: превращение боковых почек в спящие, а также появление тенденции к эфемероидности. Эфемероидность видов секции *Reticulato-bulbosa*, а также *Oreiprason*, *Cepa* в Средней и Центральной Азии рассматривается некоторыми исследователями (Даева, 1963; Филимонова, 1966) как относительно недавнее приобретение, возникшее в связи с расселением этих видов из Сибирско-Джунгарского центра в аридную область. Этой же точки зрения придерживаемся и мы, поскольку сокращение периода вегетации (за счет недоразвития осенней генерации листьев) существенно не отражается на внутрипочечном ритме развития побега, кроме того, виды-эфемероиды этих секций увеличивают период вегетации в условиях культуры.

Только у среднеазиатских по происхождению видов секции *Campanulata*, филогенетически близких к видам секции *Reticulato-bulbosa* (Камелин, 1980), эфемероидность связана с перестройкой ритма развития побега возобновления — полной автономностью его внутрипочечного развития от влияния аридного климата. Изменение ритма развития, видимо, позволило видам секции освоить более суровые условия низкогорий Средней Азии с коротким весенним вегетационным периодом и длительным засушливым летне-осенним (*A. trachyscordum* Vved., *A. barszczewskii*), а большое количество спящих почек, обладающих функцией возобновления, давало возможность переносить сухую суровую зиму.

Жизненные формы секции *Oreiprason* также разнообразны. Формирование косовертикально нарастающих короткокорневищных рыхлых и плотных

дерновинных и вертикально нарастающих условно «однопобеговых» форм, как и в предыдущих секциях, определяется качеством субстрата и фитоценотической приуроченностью. Виды секции — гемикриптофиты, растущие на щебнисто-каменистых склонах гор, предгорьях, скальных обнажениях с неустойчивым увлажнением. Побегообразование однотипное, малый жизненный цикл сходен с таковым у видов секции *Reticulato-bulbosa*.

В аридных горных условиях на почвах с неустойчивым увлажнением и резкими перепадами температур наиболее приспособленными оказались жизненные формы, у которых низовые листья превратились в чешуи, запасающие питательные вещества (*A. goloskokovii*), одновременно изменялась структура листа в сторону ксероморфности и уменьшалась длина влагалищ листьев, например, у *A. tianschanicum* Rupr., *A. korolkovii* Regel — видов крайне аридных условий обитания (первый — высокогорных криоксерофитных степей, второй — опустыненных предгорных степей Средней Азии). Следовательно, трансформация жизненной формы шла по пути усиления луковичи с коррелятивными изменениями в структуре листа, уменьшением числа годичных приростов корневища, изменением корневой системы: образовались тонкие, обильно ветвящиеся, поверхностно расположенные в субстрате корни. Конечный этап эволюции жизненных форм в секции — появление луковичной формы с эфемероидным ритмом развития.

В секциях *Cepa* и *Phyllodolon* почти все виды, кроме культивируемого *A. fistulosum* L., образуют луковичу. Виды секций составляют замещающий ряд по распространению от гор Южной Сибири через Джунгарию до Средней Азии. Спектр жизненных форм у видов этих секций подобен таковому у видов секции *Oreiprason*, что связано со сходными условиями произрастания. Особенности малого жизненного цикла современных видов секций *Cepa* и *Phyllodolon* и приуроченность их обитания к осыпям, каменисто-щебнистым субстратам, скалам свидетельствуют о формировании жизненных форм этих видов на открытых горных склонах под влиянием усиливающейся аридности климата. Вероятно, предковый тип был безлуковичным растением (типа *A. fistulosum*) с косым нарастанием корневища, длительной вегетацией и аperiodичностью. Основное направление трансформации жизненной формы связано с преобразованием в подземной сфере — формированием луковичи и одновременным сокращением длительности и размера годичного прироста корневища, а также перестройкой ритма развития — появлением периода полупокоя, совпадающего с периодом климатической и почвенной засухи. Возникновение луковичи типа луковичи *A. cepa* L. в процессе эволюции было связано с метаморфозом листьев — превращением зеленых листьев на ранних этапах развития особей в запасающие специализированные чешуи. Это подтверждается онтоморфогенезом современных видов секции. У *A. fistulosum* запасные вещества откладываются в корневище. У *A. altaicum*, *A. galanthum*, *A. pskemense* B. Fedtsch. луковича формируется только у взрослых растений за счет накопления питательных веществ в низовых листьях и влагалищах зеленых листьев. У *A. cepa* формирование луковичи начинается уже в прегенеративный период, когда влагалища зеленых листьев после отмирания пластинки преобразуются в запасающие чешуи, предохраняющие почку от высыхания. По всей видимости, конечным этапом дальнейших трансформаций была луковича, образованная только специализированными чешуевидными листьями, типа луковичи видов секции *Molium* Endl. (Филимонова, 1966).

Секция *Petroprason* представлена геофитами с широкими листьями, толстыми корнями, с луковичей или без нее. Растут они на альпийских и субальпийских лугах или на закустаренных степных склонах гор. У видов этой секции изменения жизненной формы шли по пути приспособления к короткому, но достаточно тепловому и влажному вегетационному периоду (рис. 3). В процессе геофильной эволюции побег погружался в почву (развивались довольно толстые сократительные корни), формировалась условно «однопобеговая» жизненная форма с гемизфемероидным типом развития, побегообразование характеризовалось автономностью

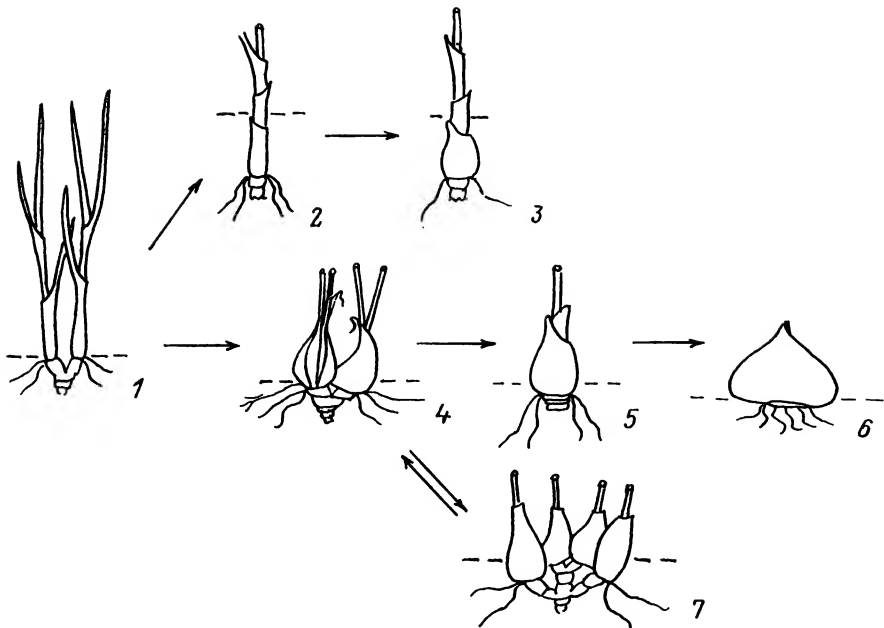


Рис. 3. Схема возможных путей эволюции жизненных форм в секциях *Oreiprason*, *Cepa*, *Petroprason*, *Phyllodolon* (на модельных видах).

Жизненная форма: 1 — предковый тип; 2 — вертикально нарастающая условно «однопобеговая», безлуковичная, геофит (*A. platyspathum*); 3 — вертикально нарастающая условно «однопобеговая», луковичная, геофит (*A. obliquum*); 4 — косовертикально нарастающая рыхлая дерновинная, луковичная, гемикриптофит (*A. goloskokovii*, *A. galanthum*); 5 — вертикально нарастающая условно «однопобеговая», луковичная, гемикриптофит и геофит (*A. altaicum*, *A. vavilovii*); 6 — однопобеговая, луковичная (*A. cepa*); 7 — косовертикально нарастающая плотная дерновинная, луковичная, гемикриптофит (*A. galanthum*).

внутрипочечного развития от воздействия внешней среды. Симподиальное вертикальное корневище в неблагоприятный для роста период заканчивалось крупной почкой, внешне напоминающей луковицу. Низовые листья сочные, полностью закрывали молодые зачатки побега будущего года. Запасные вещества откладывались в основном в корневище (*A. platyspathum*). Дальнейшая трансформация безлуковичной формы связана с превращением низовых листьев в запасные чешуи при освоении более сухих каменистых субстратов (например, жизненная форма *A. obliquum*). При этом сохранялась мезоморфность листьев. Я.П. Дидух с соавт. (1982) считали, что *A. obliquum* — элемент третичных палеоперий, простирающихся севернее Древнего Средиземья, сохранивший мезоморфный облик (широкие листья с длинными влагалищами), но петрофитный по экологии. Слабая конкурентная способность этого вида выражалась не только в особых условиях обитания, но и в особенностях жизненной формы. Для *A. obliquum* характерны две жизненные формы — условно «однопобеговая» и рыхлая дерновинная. Как нами установлено, ветвление побега возобновления встречается чаще на каменистых склонах гор с разреженным травяным покровом. Специализация ритма развития побега возобновления (гемизфемероидность) и геофилия появились, видимо, как адаптация к ритмам фитоценозов (уход от конкурентно сильных видов), а формирование луковицы со специализированными чешуевидными листьями — как приспособление к почвенной засухе.

В систематических близких секциях *Schoenoprasum* и *Annuloprason* формировались плотные дерновинные, луковичные и безлуковичные формы, но в бореальной секции *Schoenoprasum* нарастание корневища у видов горизонтальное, а у видов в основном среднеазиатской секции *Annuloprason* —

косовертикальное. Проведенный ранее анализ путей изменения признаков жизненной формы дает нам основание говорить об едином предковом типе этих секций — с косым нарастанием корневища. Приспособление к условиям обитания в высокогорьях, более влажным и холодным, привело к погружению побега возобновления в субстрат. Защита почки возобновления у видов секции *Annuloprason* связана с появлением войлочных оболочек (отмершие влагалища листьев), а у секции *Schoenoprasum* — чешуевидного запасующего листа и формированием луковичы.

Таким образом, в подроде *Rhizirideum* рода *Allium* основные направления эволюции жизненных форм определялись изменением климата — похолоданием и аридизацией, т.е. в пределах подрода можно говорить о ксероморфогенезе и криоморфогенезе. Боковые линии связаны с освоением различных субстратов и вхождением в уже сформированные ценозы. Эволюция жизненных форм в разных систематических группах (секциях) шла параллельно, что отразилось на возникновении одинаковых приспособлений к сходным условиям обитания.

Помимо прямодействующих экологических факторов большую роль в эволюции жизненных форм играли конкурентные взаимоотношения с окружающими растениями. Усиление конкурентного давления привело как к перестройке морфологической структуры (возникновению условно «однопобеговых» жизненных форм), так и к изменению ритма развития (появлению гемиземеридности).

Анализ путей формирования луковичы показал, что луковичная жизненная форма в подроде возникла в основном на базе косовертикального корневища, а не горизонтального, как предполагал для луков А.П. Хохряков (1975). Корневищно-луковичные формы растений, у которых вещества откладываются и в корневище, и во влагалищах листьев, не всегда можно рассматривать как особые ветви специализации. На примере трансформации жизненных форм корневищных луков видно, что корневищно-луковичные формы часто выступают как промежуточное звено между корневищными и луковичными растениями. Луковича как специализированный запасующий орган возникла в подроде неоднократно в разных филогенетических линиях в ответ на усиление сухости почвы (секции *Cepa*, *Oreiprason*, *Petroprason*) и уменьшение ее теплообеспеченности (секция *Schoenoprasum*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быков Б.А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата: Наука, 1979. 107 с. — Введенский А.И. Род *Allium* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 112—199. — Вдовин В.В. Основные этапы развития рельефа. М.: Наука, 1976. 268 с. — Даева О.В. Биологические особенности развития среднеазиатских видов лука в Главном ботаническом саду АН СССР // Экология и интродукция. Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1963. Т. 9. С. 110—143. — Дидух Я.П., Камелин Р.В., Куковица Г.С., *Allium obliquum* L. (*Alliaceae*) — новый вид для флоры Украины // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 547—549. — Егорова Т.В. Род *Allium* L. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1977. Вып. 7. С. 18—67. — Камелин Р.В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 354 с. — Камелин Р.В. Новые таксоны рода *Allium* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 10. С. 1459—1465. — Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Вып. 2. С. 824—844. — Кулькова И.А. Эоценовая флора Яно-Индибирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий северного полушария // Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. Новосибирск: Наука, 1971. С. 7—21. — Куминова А.В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 438—461. — Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с. — Омельчук Т.Я. Систематический склад цибуль Украины // Укр. бот. журн. 1962. Т. 19. № 3. С. 63—70. —

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.; Л.: Наука, 1963. 133 с. — Попова Т.А. О биологии плетнедерновинных луков (*A. polyrhizum* Turcz., *A. bidentatum* Fish. ex Prokh.) Монголии // Проблемы экологии, геоботаники, географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 165—172. — Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с. — Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. (Горечавка) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97—109. — Синицын В.М. Палеогеография Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с. — Соколов А.А. Общие особенности почвообразования и почв Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1977. 232 с. — Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — Томская А.И. Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 1981. 222 с. — Филимонова З.Н. К вопросу о морфологии луковиды видов рода *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН, 1966. Вып. 4. С. 91—99. — Фризен Н.В. Луковые Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. 184 с. — Хохлаков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 195 с. — Черемушкина В.А. Морфогенез корневищных луков. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1988. № 3546-B89. 34 с. — Шулькина Т.В. Основные направления эволюции жизненных форм в семействе *Campanulaceae* Juss. s. str. // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 3—13. — Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — Ekberg L. Studies in the genus *Allium*. II. A new subgenus and new sections from Asia // Bot. Notiser. 1969. Vol. 122. N 1. P. 59—68. — Ownbey M. *Allium* L. // Arizona flora. Berkeley, 1951. P. 177—181. — Tomlinson P.B. Monocotyledons — towards an understanding of their morphology and anatomy // Advances in Bot. Research. London; N.Y.: Academ. Press, 1970. Vol. 3. P. 207—309. — Traub H.P. The subgenera, sections and subsections of *Allium* L. // Plant Life. 1968. Vol. 24. P. 147. — Stearn W.T. European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // Ann. Mus. Goul. 1978. Vol. 4. P. 83—198. — Wendelbo P. New subgenera, sections and species of *Allium* L. // Bot. Notiser. 1969. Vol. 122. N 1. P. 25—37.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 3 IX 1991

УДК 582.998(571.6)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 8

Д. Д. Басаргин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДВУХ СУБПОПУЛЯЦИЙ *SAUSSUREA GRANDIFOLIA* (ASTERACEAE)

D. D. BASARGIN. THE VARIABILITY OF CARPOLOGICAL FEATURES OF TWO SUBPOPULATIONS OF
SAUSSUREA GRANDIFOLIA (ASTERACEAE)

Приведены данные исследования непрерывной изменчивости карпологических признаков двух сравниваемых модельных субпопуляций *Saussurea grandifolia*, локализованных в пределах ограниченной территории на п-ове Муравьева-Амурского (Южное Приморье). Экооты субпопуляций характеризуются структурами с различающимися параметрами. Результаты анализа репрезентативных выборок показали, что изучаемые группы растений по рассматриваемым признакам гетероморфны и их микроэволюционные пути не совпадают. Обсуждается вопрос о влиянии экологических факторов на изменчивость количественных признаков субпопуляций, разнообразие экоморф которых представляет интерес в аспекте проблематики внутривидовой дифференциации *S. grandifolia*.

Восточноазиатский вид *Saussurea grandifolia* Maxim. (subgen. *Saussurea*, sect. *Saussurea*, subsect. *Cordifoliae* Lipsch.) — один из характерных представителей рода *Saussurea* DC. во флоре континентальной части Дальнего Востока. Ареал этого вида, описанного с Амура, не выходит за пределы Маньчжурской провинции Восточноазиатской флористической области (Северо-Восточный Китай, п-ов Корея, Приморье, южные районы Хабаровского края и Амурской обл.). С.Ю. Липшиц (1962 : 465), характеризуя особенности внутривидовой экоморфологической дифференциации *S. grandifolia*, указывал, что это «Сильно изменчивый

вид...». Значительное варьирование формы соцветий растений дало повод Липшицу (1962) рассматривать малокорзинчатые фенотипы в качестве var. *oligocephala* Lipsch. Но наблюдения показали, что в любой природной популяции *S. grandifolia* обычна смесь мало-, средне- и многокорзинчатых фенотипов. По данным наших полевых исследований in situ, варьирование многих габитуальных признаков растений *S. grandifolia* коррелирует с флуктуацией факторов внешней среды. Определенная ландшафтно-экологическая ситуация по-разному влияет на концентрацию фенотипов в популяциях (Углов, 1982). Внутривидовая изменчивость *S. grandifolia* — классический пример высокой степени полиморфизма вида, в составе которого различают несколько разновидностей (var. *asperifolia* Herd., var. *coarctata* Herd. и др.).

На популяцию любого вида в природе воздействует множество самых разнообразных селективных сил. В одной и той же популяции признаки находятся под давлением двух разных форм отбора — направленного и стабилизирующего (Шмальгаузен, 1946; Дубинин, 1948; Dobzhansky, 1970). Под действием стабилизирующего отбора геном популяции и все признаки ее фенотипов образуют единую интегрированную систему. Различного рода фенотипические отклонения при флуктуирующей асимметрии любых признаков не выходят за пределы, ограниченные генетическими запретами (Rasmuson, 1960; Захаров, 1981, 1982).

Как уже отмечалось ранее (Липшиц, 1960; Поляков, 1967), нестабильность многих признаков сосурей снижает их таксономическую значимость. Это замечание в наибольшей мере относится к области количественной изменчивости признаков при их «размытой» дискретности. Несомненно, без понимания закономерностей внутривидовой количественной изменчивости признаков остаются ограниченными представления о характере внутривидовой дифференциации по качественным признакам (Магомедмиразев, 1976, 1977).

В связи с вышесказанным мы поставили перед собой конкретную задачу изучить особенности изменчивости и разнообразия экоморф *S. grandifolia* в зависимости от влияния среды на примере модельных субпопуляций. В качестве объекта исследования послужила популяция *S. grandifolia* на п-ове Муравьева-Амурского (Южное Приморье). В составе этой локальной популяции заметно выделяются по своим экоморфологическим признакам две субпопуляции — S_1 и S_2 . Растения S_1 распространены в прибрежной полосе (Амурский и Уссурийский заливы — части залива Петра Великого в Японском море), образуют малочисленные группы или одиночно рассеяны по прибрежным склонам с лесной растительностью и на отдельных небольших опушках. Растения S_2 образуют компактные группы с большим количеством особей в составе фитоценозов горных лужаек среди низкорослой древесной растительности хр. Богатая Грива. Растения S_2 , обитающие на участках с дефицитом влаги, обладают явными чертами ксероморфности. Субпопуляции S_1 и S_2 пространственно изолированы друг от друга полосой 300—400 м шир. Согласно рестриктивной концепции Эрлиха—Рейвна, поток генов в естественных условиях ограничен локальными популяциями и субпопуляциями разной степени аллопатрии (Малиновский, 1988). В рамках этой концепции исследуемые субпопуляции рассматриваем как полузамкнутые генетические системы, пути микроэволюции которых не проходят по одной колее. Функционирование генотипов субпопуляций характеризуется относительной автономией, что в принципе влияет на поток генов и соответственно на генетический контроль признаков.

Материал и методика

Стационарные наблюдения (биомониторинг) за развитием и состоянием субпопуляций S_1 и S_2 проводили в течение 1985—1990 гг., учитывали in situ данные об их фенетической и фенотипической структурах. Наряду с этим были изучены

гербарные материалы некоторых учреждений (LE, MHA, VLA). Основной объем работы выполнен при изучении непрерывной изменчивости карпологических A — P -признаков (A — семянка, P — хохолок). Семенной материал (зрелые семечки-летучки) собран в основной период диссеминации растений (конец сентября—начало октября). Репрезентативные выборки ($N = 500$ семян) составлены по стандартной методической схеме (Басаргин, 1988), основной операцией является сравнение данных о варьировании линейных параметров A — P -морф. Фактически конкретным объектом биометрического анализа является 4-элементный D -дескриптор системы $D[A, P, A : P, A \leftrightarrow P]$, где A и P — признаки с суммарной частотой, $A : P$ — соотношения пределов (lim) варьирования, $A \leftrightarrow P$ — функционал (m -морфы — члены статистических распределений в форме $A \times P$ -матриц, две переменные величины A и P имеют показатели частоты при ширине разрядов $\Delta A = 1$ мм и $\Delta P = 1$ мм). Статистическую обработку массивов исходных данных выполнили по описанной методике (Животовский, 1979, 1980, 1988; Басаргин, 1988). Аналитическая оценка степени внутрипопуляционного

разнообразия осуществлялась с помощью формулы $\mu = \left(\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i} \right)^2$, где μ —

мера разнообразия, p — частота морф, m — число морф в эмпирической выборке. Статистические (выборочные) ошибки определяли по приближенной формуле. Наряду со средним числом морф в выборке находили также показатель h — долю редких морф (оценка структуры внутрипопуляционного разнообразия). Показатели сходства субпопуляций найдены по формуле $r = \sum_i \sqrt{p_i q_i}$, где p_i

и q_i — частоты признаков соответственно S_1 - и S_2 -субпопуляций. Есть иной метод сравнения выборок, названный критерием идентичности I и основанный на r (Животовский, 1979):

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4} \right),$$

где p^0 — сумма частот 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; аналогично q^0 — сумма частот тех морф 2-й выборки, которые отсутствуют в 1-й выборке. Величина I распределена примерно как χ^2 (хи-квадрат) с $m-1$ степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Если показатель I превышает табличное критическое значение критерия Пирсона χ^2_α с заданным уровнем значимости, то между выборками есть различие (на соответствующем уровне значимости). Если показатель r значимо отличается от единицы (по критерию I), то выборочная ошибка находится по формуле

$$s_r \approx \frac{1}{2} \sqrt{\frac{1 - p^0 - r^2}{N_1} + \frac{1 - q^0 - r^2}{N_2}}.$$

Результаты и их обсуждение

Непрерывная изменчивость карпологических признаков *S. grandifolia* частично уже рассматривалась (Басаргин, 1988). Других сведений об изменчивости этих признаков вида в литературе нет, кроме единственного указания на то, что длина внутренних длинноперистых щетинок у хохолков составляет 10—11 мм (Липшиц, 1962). Фактически линейные размеры численно доминирующих P -морф варьируют в пределах 10—12 мм, что можно отнести к числу диагностических признаков *S. grandifolia*. Анализ выборок субпопуляций S_1 и S_2 показал их

сходство по модальным пределам варьирования A — P -морф (сравнивались только суммарные p — q -частоты морф). Параметры пределов варьирования совпадают ($\lim A = 5$ — 6 мм и $\lim P = 11$ — 12 мм) при несовпадении $A \times P$ -матриц (4×5 и 4×4); p — q -значения модальных функционалов $A \leftrightarrow P$ у S_1 и S_2 являются идентичными, а пределы варьирования A -морф различаются:

$$\begin{aligned} &\text{для } S_1 \ A(5-6) \leftrightarrow P(11-12), \ p = 0.26; \\ &\text{для } S_2 \ A(6-7) \leftrightarrow P(11-12), \ q = 0.26. \end{aligned}$$

Из приведенных показателей (табл. 1) видно, что сравниваемые меры μ -разнообразия A — P -морф подчиняются правилу обратных отношений:

$$\text{для } S_1 \ a \downarrow : b \uparrow, \text{ для } S_2 \ a \uparrow : b \downarrow.$$

Этим правилом определяется направленность изменчивости A — P -признаков субпопуляций в рамках некоей уравновешенности. Вероятно, противоположные знаки направления изменчивости анализируемых признаков отражают соответствующие реакции генотипов субпопуляций на характер воздействия факторов внешней среды. У растений S_1 в условиях низин и облесенности местообитаний, где обычно ослаблены воздушные потоки, несколько затруднителен процесс диссеминации. Конкордантная A — P -морфоструктура по своим биомеханическим свойствам представляет собой своеобразный летательный аппарат, конструкция которого определяет эффективность анемохории растений в их борьбе за жизненное пространство. Более разнообразные аэродинамические свойства семянков-летучек относятся к числу факторов, обеспечивающих жизнеспособность (устойчивость) субпопуляций типа S_1 . Для растений S_2 , произрастающих в горах, на открытых участках, где господствует гораздо более динамичное действие воздушных потоков, характерна пониженная потребность в разнообразии P -признаков. За счет достаточной ветровой энергии в горах семянки растений типа S_2 способны «улететь» от материнской особи на значительное расстояние даже при минимальных показателях разнообразия P -признаков. В более суровых условиях горных ландшафтов жизнеспособность субпопуляционных группировок растений обеспечивается наряду с другими факторами повышенным разнообразием A -морф. Наибольшее варьирование разнокачественности семянков в горных условиях имеет более важное значение для жизнеустойчивости субпопуляций, чем варьирование P -морф.

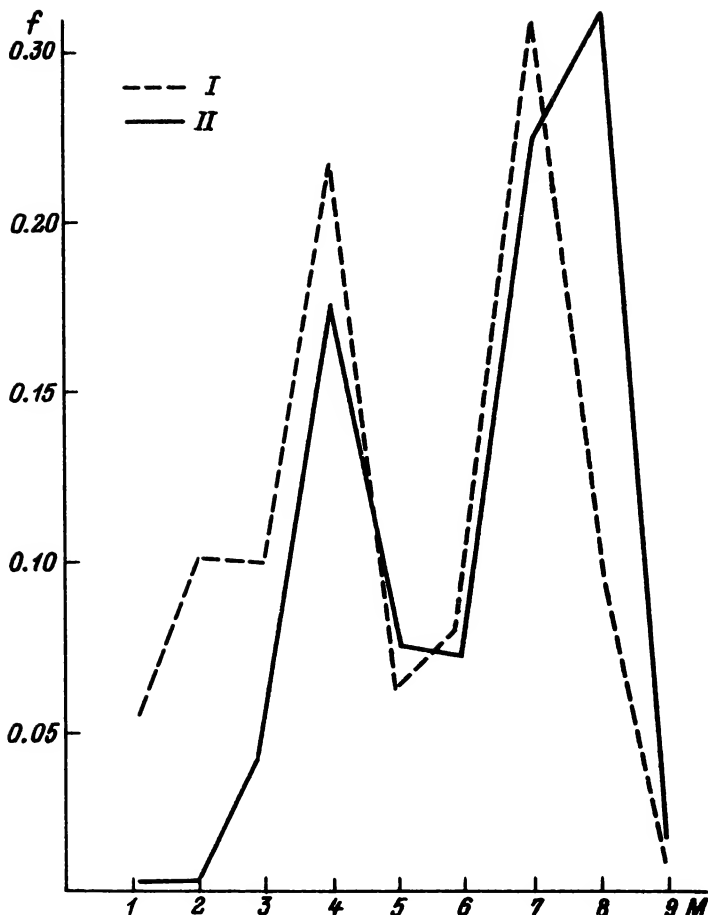
Наибольший показатель μ для m -морф S_1 (табл. 1) феноменологически можно объяснить как отражение повышенного разнообразия экотопов растений. Прессинг флуктуирующих факторов среды влияет на генетический контроль количественных признаков, что вызывает своеобразие фенотипических черт экоморфологической дифференциации растений. Согласно современным достижениям генетических исследований, количественные признаки как полигенные маркеры в отличие от качественных имеют явно выраженные средовые модификации в

ТАБЛИЦА 1

Непрерывная изменчивость карпологических A — P -признаков двух субпопуляций *Saussurea grandifolia*

S	V	μ			h
		A	P	$A \leftrightarrow P$	
S_1	14	3.10 ± 0.074	3.65 ± 0.099	9.92 ± 0.284	0.292 ± 0.020
S_2	13	3.70 ± 0.047	2.72 ± 0.083	8.70 ± 0.237	0.331 ± 0.021

Примечание. S — субпопуляции, V — число вариантов в эмпирических выборках, h — доля редких морф, μ — меры разнообразия морф совокупностей.



Непрерывная изменчивость карпологических А—Р-признаков (общих *m*-морф) двух субпопуляций *Saussurea grandifolia* на п-ове Муравьева-Амурского (окр. г. Владивостока).

M — общие *m*-морфы $A \leftrightarrow P$ (*A* — семянки, *P* — папсусы, хохолки); *f* — фреквенция (относительные *p*—*q*-частоты общих *m*-морф); *I* — субпопуляция *S*₁ (растения низинной прибрежной полосы); *II* — субпопуляция *S*₂ (растения горных ландшафтов хр. Богатая Грива). Отношения пределов (*lim*) варьирования линейных размеров А—Р-морф, мм: *I* — (4—5):(9—10); 2 — (5—6):(9—10); 3 — (4—5):(10—11); 4 — (5—6):(10—11); 5 — (6—7):(10—11); 6 — (4—5):(11—12); 7 — (5—6):(11—12); 8 — (6—7):(11—12); 9 — (5—6):(12—13).

фенотипической реализации генотипа, т. е. они являются «индикаторами» среды и отражают ее воздействие на организмы (Животовский, 1988; Силис и др., 1988а, б).

На рисунке графически показано, что выборки *S*₁ и *S*₂ по своим дескрипторам (параметрам) не совпадают, так как *M*-образные ломаные линии смещены по отношению друг к другу. Есть только некоторое совпадение по пику 4. На варьирование количественных признаков накладываются определенные эпигенетические пороговые ограничения. При достижении своей критической (пороговой) величины количественные признаки популяционных группировок, как правило, имеют разные *max*—*min*-показатели (Васильев, 1988).

Исследуемые субпопуляции характеризуются значительным сходством по суммарным *p*—*q*-частотам морф, тем не менее они значимо отличаются друг от друга, судя по высоким показателям критерия идентичности (табл. 2). Показатели сходства пар *A*₁—*A*₂ и *P*₁—*P*₂ подтверждаются данными (табл. 1) о равновесии в изменчивости признаков. Показатель сходства *S*₁ и *S*₂ по общим *m*-морфам

ТАБЛИЦА 2

Определение мер сходства субпопуляций S_1 и S_2 *Saussurea grandifolia* по общим m -морфам

Параметры	Сравнимые признаки		
	A_1-A_2	P_1-P_2	$A_1 \leftrightarrow P_1 - A_2 \leftrightarrow P_2$
f	3	4	8
χ^2_α	7.81	9.49	15.5
I	120	130	25.8
$r \pm s_r$	0.91 ± 0.010	0.93 ± 0.011	0.83 ± 0.014

Примечание. f — число степеней свободы ($f = m-1$); χ^2_α — табличные критические значения критерия Пирсона с $m-1$ степенями свободы для 5% уровня значимости; I — критерий идентичности; $r \pm s_r$ — показатель сходства субпопуляций по общим m -морфам ($A \leftrightarrow P$).

($A \leftrightarrow P$) ненамного выше среднего ($r = 0.83$), хотя вычисленный критерий идентичности I незначительно превышает табличное критическое значение критерия Пирсона с 8 степенями свободы для 5 % уровня значимости. При некоторых чертах несхожести субпопуляции обнаруживают черты сходства по относительной стабильности (гомеорез) признаков на фоне экологических фенотипических отклонений. Полагают, что функционирование эпигенотипа популяционных систем в процессе эволюции предопределено таким образом или в такой степени, когда процесс их развития оказывается «канализованным» — жестко направленным, несмотря на наличие различного рода помех со стороны как внешней, так и внутренней (генотипической) среды (Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970).

Фенотипические различия между субпопуляциями S_1 и S_2 обнаруживаются по ряду иных признаков. Например, растения S_1 преимущественно высокостебельные, а S_2 низкорослые. Размеры площади листовых пластинок у S_2 в среднем в 2 раза меньше, чем у S_1 . По своей консистенции листовые пластинки у S_1 мягкие, нежные, а у S_2 жесткие, кожистые. Можно привести много подобных примеров о длине листовых черешков, числе корзинок в соцветиях и других габитуальных особенностях, отражающих специфику субпопуляционного разнообразия полиморфических модификаций.

Наблюдения *in situ* показали, что прибрежные растения S_1 подвергаются значительному поражению вредителями-фитофагами локальной энтомофауны и патогенными микромицетами. Горные растения S_2 поражаются гораздо в меньшей степени. Но этот факт отнюдь не означает, что горные растения обладают более совершенной иммунной системой. Растения S_1 занимают экониши, где есть условия, благоприятствующие, например, существованию фитофагов, трофическая специализация которых ограничивается соссуреями. В горных экосистемах нет таких условий для этих фитофагов, так как здесь совершенно иные фитоценоотипическая структура и микроклимат. Судя по фенотипическому составу и адаптированности растений, субпопуляция S_2 в сравнении с S_1 обладает повышенным жизненным потенциалом.

Заключение

Исследованная локальная популяция *Saussurea grandifolia* Maxim. (п-ов Муравьева-Амурского, Южное Приморье) представлена двумя субпопуляциями, которые характеризуются отличительными чертами экоморфологической дифференциации, коррелирующей с особенностями структуры экотопов растений. О межсубпопуляционных различиях свидетельствуют найденные показатели мер разнообразия количественных карпологических признаков и мер сходства суб-

популяций по полиморфным признакам. На начальных этапах внутривидовой морфогенетической дивергенции *S. grandifolia* действуют механизмы, включившие в себя процессы микроэволюционного обособления фенотипических полиморфических модификаций изученных групп растений, распространенных в прибрежной (низинной) полосе и в горной части обследуемой территории. Своеобразие черт гетероморфных субпопуляций вида отражает специфичность реакции их генотипов на флуктуации факторов внешней среды. Для горных растений в отличие от прибрежных характерен комплекс признаков ксероморфности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басаргин Д.Д. Изменчивость карпологических признаков некоторых видов рода *Saussurea* (Asteraceae) Дальнего Востока // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 540—547. — Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158—169. — Дубинин Н.П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессе эволюции популяций // Журн. общ. биол. 1948. Т. 9. № 3. С. 203—244. — Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602. — Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828—836. — Животовский Л.А. Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185—190. — Захаров В.М. Рассмотрение случайной изменчивости развития (на примере асимметрии) как метод анализа стабильности развития // VI Всесоюз. совещ. эмбриологов. Тез. докл. М.: Наука, 1981. С. 64. — Захаров В.М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45—55. — Липшиц С.Ю. Род *Saussurea* и его представители в СССР // Тр. МОИП. 1960. Т. 3. С. 171—192. — Липшиц С.Ю. Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — Магомедмирзаев М.М. О проблемах морфологического изменения и счета с позиций фенетики растений // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 3. С. 331—343. — Магомедмирзаев М.М. Анализ изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1977. 35 с. — Малиновский К.А. О границах естественно-исторических популяций растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 5—6. — Поляков П.П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 335 с. — Силис Д.Я., Каневская А.Г., Шмакова Т.В., Миронов Е.Н. Влияние экологических факторов на генетический контроль количественных признаков озимой мягкой пшеницы. Высота растения // Генетика. 1988а. Т. 24. № 10. С. 1857—1865. — Силис Д.Я., Каневская А.Г., Шмакова Т.В., Миронов Е.Н. Влияние экологических факторов на генетический контроль количественных признаков озимой мягкой пшеницы. Длина главного колоса // Генетика. 1988б. Т. 24. № 12. С. 2149—2156. — Углов В.А. Ландшафтно-экологическая изменчивость концентрации фенов в популяциях растений // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 119—125. — Уоллдингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. Т. 1. С. 11—46. — Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1946. 396 с. — Dobzhansky Th. Genetics of Evolutionary Process. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p. — Rasmuson M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability // Hereditas. 1960. Vol. 46. P. 511—535. — Waddington C.H. The strategy of the genes: A discussion on some aspects of theoretical biology. London: Allen and Unwin, 1957. 262 p.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.381.2

© 1992

Ю. А. Иваненко

НОВЫЙ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИД РОДА *DIPHASIASTRUM*
(*LYCOPODIACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКАYu. A. IVANENKO. A NEW INTERSPECIFIC HYBRID OF THE GENUS *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*)
FROM THE FAR EASTОписан новый межвидовой гибрид *Diphasiastrum* × *takedae*.

В 1909 г. Н. Takeda описал по материалам из Японии новую разновидность плауна альпийского — *Lycopodium alpinum* L. var. *planiramulosum* Takeda — и перечислил её основные отличия от типовой разновидности: латеральные филлоиды боковых вегетативных веточек ланцетовидно-серповидные, лишь слегка загнутые на вентральную сторону веточек; сами веточки не кажутся желобчатыми с вентральной стороны. Takeda указал на сходство латеральных филлоидов боковых веточек *L. alpinum* var. *planiramulosum* с соответствующими филлоидами североамериканского *L. sabinifolium* Willd. и циркумбореального *L. complanatum* L. Однако японский систематик не заметил значительного сходства формы дорсальных и особенно вентральных филлоидов данной разновидности с формой филлоидов *L. sitchense* Rupr. — вида, произрастающего в Северной Америке, на Камчатке, Курильских и Командорских островах и в Японии. Признаки, на основании которых Takeda отнес описанную им разновидность к *L. alpinum* (сидячие стробилы, дельтовидные спорофиллоиды, «слабый» габитус), характерны в равной степени для *L. alpinum* и *L. sitchense*. Наиболее яркое различие этих 2 видов — крестообразное расположение филлоидов на боковых вегетативных веточках у *L. alpinum* и спиральное — у *L. sitchense*. Видимо, только крестообразное расположение филлоидов на боковых вегетативных веточках у *L. alpinum* var. *planiramulosum* не позволило Takeda сделать вывод о родстве этой разновидности с *L. sitchense*.

Американский ботаник J. Wilce (1965) впервые высказала предположение, что описанная Takeda разновидность имеет гибридное происхождение. Wilce предложила формулу этого гибрида — *Lycopodium alpinum* × *sitchense* — и указала на наличие устьиц на обеих сторонах боковых дорсивентральных веточек гибрида — признак, отличающий гибридные растения от образцов *L. alpinum*. Согласно Wilce, гибрид встречается лишь в тех областях (в Северной Америке, Японии и на Камчатке), где перекрываются современные ареалы предполагаемых родительских видов. Wilce были известны лишь 5 гербарных образцов *L. alpinum* × *sitchense*: 2 из Японии, 1 с Камчатки, 1 с Аляски и 1 из Орегона (США). Возможно, из-за небольшого количества доступного для изучения материала ботаник из США не дала подробного описания гибрида и не предложила для него бинарной комбинации.

Гипотеза Wilce о гибридном происхождении *L. alpinum* var. *planiramulosum* Takeda показалась нам заслуживающей внимания. Признавая выделенный J. Holub (1975) из *Lycopodium* L. s.l. род *Diphasiastrum* Holub, мы изучили материал по предполагаемым родительским видам этой «разновидности» — *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub и *D. sitchense* (Rupr.) Holub, хранящийся в гербариях Санкт-Петербурга (LE), Москвы (МНА) и Владивостока (VLA). В результате проделанной работы было обнаружено 16 гербарных образцов, соответствующих описанию *L. alpinum* var. *planiramulosum*, 4 из них собраны на о-ве Парамушир, а остальные — на Камчатке. Внимательное изучение этих образцов позволило нам принять гипотезу Wilce о гибридном происхождении описанной Takeda разновидности. Мы предлагаем назвать этот гибрид в честь известного японского ботаника, первым обратившего внимание на данное растение, Н. Takeda.

Diphasiastrum × *takedae* Ivanenko hybr. nov. (*Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub × *D. sitchense* (Rupr.) Holub). — *Lycopodium alpinum* L. var. *planiramulosum* Takeda, 1909, Bot. Mag. Tokyo, 23 : 229.

Planta cum strobili 8.8—12.3 cm alt. Cormi plagiotropi in muscis abditi vel rarius ad terrae superficiem repentes. Phylloidia cormorum plagiotroporum subdecursiva, spathulata vel lanceolata, spiraliter disposita, cum laminis liberis 1.8—3.0 mm lg., 0.6—1.0 mm lt. Cormi orthotropi in partem sterilem et partem fertilem divisi. Ramuli laterales steriles dorsiventrals, sed teretes videntur, cum phylloidiis decussativis, 1.8—3.1 mm lt. Phylloidia dorsalia decursiva, lanceolata, acria, arcuatim distantia, cum laminis liberis ad partem abaxialem convexis, ad partem adaxialem concavis, 1.7—2.6 mm lg., 0.5—0.8 mm lt. Phylloidia lateralalia cum basibus decursiva satis angustis et cum laminis liberis falcis modo inflexis ad axem 0.6—1.3 mm lt. Phylloidia ventralia manifesto decursiva, lanceolata, acria vel acuminata, arcuatim distantia, cum laminis liberis ad partem abaxialem convexis, ad partem adaxialem concavis, 1.7—2.7 mm lg., 0.6—0.7 mm lt. Axis principalis cormi orthotropi et ramuli, qui strobilos ferunt, cum phylloidiis spiraliter dispositis, decursivis, lanceolatis, acribus, adpressis. Eadem phylloida cum laminis liberis 2.5—2.8 mm lg., 0.6—1.0 mm lt. Strobili sessiles, cormi orthotropi inerementi anno quarto oriuntur, 1.1—1.8 cm lg. Sporophylloidia deltoidea («*alpinum*»-typis), 2.2—2.9 mm lg., 1.8—2.0 mm lt. Sporae reticulatae («*Clavatum*»-typus). Sp. VIII—IX.

Typus: Kamtschatka. Systema fluvii Ilkina, 4 IX 1909, V. Komarov (LE).

Affinitas. Haec hybrida a specie probabiliter parente *Diphasiastro alpino* (L.) Holub phylloidiis ventralibus non petiolatis, arcuatim distantibus et phylloidiis lateralibus cum laminis liberis falcis modo ad ramuli axem inflexis differt. Haec hybrida a specie probabiliter parente secunda *Diphasiastro sitchensi* (Rupr.) Holub phylloidiis decussativis ramulorum lateralium sterilium differt.

Высота растения со стробилами 8.8—12.3 см. Плагиотропные побеги скрытые во мху или (реже) наземноползучие. Филлоиды плагиотропных побегов слабо низбегающие, от лопатовидных до ланцетовидных, спирально расположенные, со свободными пластинками 1.8—3.0 мм дл., 0.6—1.0 мм шир. Ортотропные побеги разделяются на вегетативную и фертильную части. Боковые вегетативные веточки дорсивентральные, но производят впечатление радиальных, с крестообразно расположенными филлоидами. Ширина боковых вегетативных веточек 1.8—3.1 мм. Дорсальные филлоиды низбегающие, ланцетовидные, острые, дуговидно отстоящие, со свободными пластинками, выпуклыми с абаксиальной и вогнутыми с адиаксиальной стороны, 1.7—2.6 мм дл. Латеральные филлоиды с довольно узкими низбегающими основаниями и серповидно изогнутыми к оси свободными пластинками 0.6—1.3 мм шир. Вентральные филлоиды заметно низбегающие, ланцетовидные, острые или заостренные, дуговидно отстоящие, со свободными пластинками выпуклыми с абаксиальной и вогнутыми с адаксиальной стороны, 1.7—2.7 мм дл., 0.6—0.7 мм шир. Главная ось ортотропного побега и

веточки, несущие стробилы, покрыты спирально расположенными, избегающими, ланцетовидными, острыми, прижатыми филлоидами. Свободные пластинки этих филлоидов 2.5—2.8 мм дл., 0.6—1.0 мм шир. Стробилы сидячие, возникают на 4-й год роста ортотропного побега, 1.1—1.8 см дл. Спорофиллоиды дельтовидные («*alpinum*»-типа), 2.2—2.9 мм дл., 1.8—2.0 мм шир. Споры сетчатые («*Clavatum*»-типа). Сп. VIII—IX.

Тип: Камчатка. Бассейн р. Илькиной, 4 IX 1909, В. Комаров (LE).

Родство. Этот гибрид отличается от предполагаемого родительского вида *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub нечерешчатыми, дуговидно отстоящими вентральными филлоидами и латеральными филлоидами с серповидно изогнутыми к оси веточки свободными пластинками; от другого предполагаемого родительского вида *D. sitchense* (Rupr.) Holub отличается крестообразным расположением филлоидов боковых вегетативных веточек.

В заключение следует обсудить вопрос о том, нельзя ли вопреки мнению J. Wilce (1965) рассматривать *Diphasiastrum* × *takedae* в качестве гибридогенного вида. Японский ботаник S. Kawano (1972 : 96) пишет о «не всегда четком различии» между *Lycopodium alpinum* var. *planiramulosum* и типовой разновидностью этого вида. Поэтому Kawano вообще не признает описанную Takeda разновидность. Не исключено, что Kawano принял за образцы *L. alpinum* var. *planioramulosum* (= *D.* × *takedae*) нередко встречающиеся сциоформы *Diphasiastrum alpinum*, действительно связанные морфологическими переходами с «типичной» формой. Для растений *D. alpinum*, выросших в условиях более тенистых и влажных местообитаний, характерны широкие латеральные филлоиды, не загнутые на вентральную сторону веточки, сплюсненные с боков и неясно черешчатые вентральные филлоиды, длинные междоузлия боковых вегетативных веточек и высокие ортотропные побеги. Таким образом, не имеющие таксономического статуса сциоформы *D. alpinum* по некоторым признакам отдаленно напоминают образцы *D.* × *takedae*, что, по-видимому, и явилось причиной неточного представления о нестойкости данного гибрида. Наши исследования показали, что *D.* × *takedae* не только обладает морфологической характеристикой, но и достаточно устойчив. Почти все просмотренные нами образцы гибрида, несмотря на некоторую присущую им изменчивость, хорошо отличались от экземпляров *D. alpinum* и *D. sitchense*. Возможно, это связано с преобладанием вегетативного размножения у гибрида над размножением с помощью спор. В случае регулярного образования заростков у *D.* × *takedae* вследствие рекомбинации и обратных скрещиваний должны были возникнуть многочисленные формы, морфологически переходные к предполагаемым родительским видам. Однако в изученном гербарном материале мы нашли всего 2 растения гибрида, несколько уклоняющихся к *D. alpinum*.

Важной характеристикой любого вида является его экологическая определенность. *D.* × *takedae* растет на субальпийских лужайках и каменистых россыпях, в шикшевых пустошах и горных березняках. Явных эколого-фитоценологических различий между *D.* × *takedae*, с одной стороны, *D. alpinum* и *D. sitchense* — с другой мы не заметили. Это связано, очевидно, с тем, что и сами вероятные родительские виды на Камчатке и Парамушире обычно растут в одних и тех же местообитаниях.

Итак, с точки зрения морфологической и эколого-фитоценологической характеристик нет явных препятствий для рассмотрения *D.* × *takedae* в ранге вида, однако его редкость и распространение, ограниченное определенной территорией, на которой перекрываются ареалы предполагаемых родительских видов, свидетельствуют, скорее, в пользу гибридного статуса. В настоящее время гибридный статус *Diphasiastrum* × *takedae* кажется нам достаточно обоснованным. Для более точного решения этого вопроса необходимы поиски новых местонахождений *D.* × *takedae* и изучение этого растения в природных условиях.

Автор искренне благодарит А.И. Зайцева за помощь в переводе морфологического описания гибрида на латинский язык.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Holub J. Diphasiastrum, a new genus in Lycopodiaceae // Preslia. 1975. Vol. 47. N 2. P. 97—110. — Kawano S. Studies of the Alpine flora of Hokkaido, Japan. II. Systematic account — Pteridophyta // J. Coll. Liber. Arts. 1972. Vol. 5. P. 89—127. — Takeda H. Lycopodiales Hokkaidos, nebst von Japanisch-Sachalin // Bot. Mag. Tokyo. 1909. Vol. 23. N 274, 275. P. 200—243. — Wilce J. Section Complanata of the genus Lycopodium // Beihefte Nova Hedw. 1965. H. 19. S. 1—233.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 23 XII 1991

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.9
© 1992

С. В. Осипов

ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСНОВЕ СРАВНЕНИЯ СОСЕДНИХ УЧАСТКОВ

S. V. OSIPOV. THE INVESTIGATION IN THE STRUCTURE OF THE VEGETATION COVER BASED ON ITS COMPARISON WITH THE STRUCTURE OF THE NEIGHBOURING AREAS

Описана методика анализа строения растительного покрова и выделения территориальных единиц и границ. В соответствии с нею по нескольким признакам рассчитаны матрицы мер включения пробных площадей друг в друга, проведен формальный анализ территориально упорядоченного множества пробных площадей и отношений сходства—включения между ними (с акцентом на сравнение соседних участков). Выявленные закономерности рассматриваются на фоне всей имеющейся информации о растительном покрове и ландшафте в целом. По этой методике проведен анализ растительного покрова ключевого участка 150×800 м, заложенного в подгольцовом поясе хр. Ям-Алинь (Амуру-Удское междуречье, Дальний Восток).

Предлагаемая методика разработана при изучении растительного покрова подгольцового пояса хр. Ям-Алинь (Амуру-Удское междуречье, Дальний Восток). Подгольцовый пояс расположен в пределах высот от 1200—1300 до 1500—1600 м над ур. м. Рельеф очень неоднородный. Растительный покров образован зарослями кедрового стланика, листовичными редколесьями, фрагментами лиственничков и ельников, мохово-осоковыми болотами, лугами и другой растительностью. Характерными особенностями его сложения являются многообразие растительных сообществ и их территориальных комбинаций, территориальная разномасштабность и сообществ, и комбинаций, слабая повторяемость и значительная индивидуальность многих из них. Это существенно осложнило выявление территориальных закономерностей и составление крупномасштабных карт растительного покрова.

Изучению территориальной структуры растительного покрова и ее отражению на картах уделяется немалое внимание (см., например, Грибова, Исаченко, 1972; Сочава, 1979). В географических науках предложено значительное число методик территориального анализа (в конспективном обзоре было намечено более 10 групп таких методик; см. Осипов, 1990). Тем не менее подобрать «готовую» методику для анализа столь неоднородного растительного покрова не удалось. Поэтому была разработана новая методика. Акцент на сравнение соседних участков сближает ее с группой методик разделения трансекта на основе значений сходства соседних участков (Beschel, Webber, 1962; Falinski, 1962; Лобанова, 1968; Волкова, 1969; Хруцкий, 1972). Есть в ней и элементы, аналогичные содержащимся в других методиках.

Проведенный на ключевом участке анализ строения растительного покрова можно представить в виде ряда этапов (частично методика опубликована: Осипов, 1989а).

1. Ключевой участок размером 150×800 м в виде 5 параллельных профилей был заложен в подгольцовом поясе через долину и оба склона. Размер пробных площадей 5×10 м, расстояние между ними по профилю 20 м, расстояние между профилями 25 м. На пробных площадях выявлялся видовой состав сосудистых растений, напочвенных мхов и лишайников, для каждого вида отмечались высота и проективное покрытие. Кроме этого, были составлены картосхемы растительного покрова ключевого участка в масштабе 1 : 1000 и окружающей территории в масштабе 1 : 10 000.

2. Для всех пробных площадей были вычислены три матрицы мер включения (Семкин, 1987) на основе трех признаков: 1) видового состава, 2) обилия видов,¹ 3) обилия видов относительно суммы обилий всех видов данной пробной площади.

3. Анализ содержащейся в матрицах информации был проведен на основе схемы территориального расположения пробных площадей (рис. 1). Эта схема оказалась удобной для использования аналитических приемов и изобразительных средств теории поля и теории графов; картографического отражения выявленных закономерностей; сопоставления закономерностей, выявленных в разных вариантах методики.

Сначала на трех схемах территориального расположения пробных площадей (для каждого признака — отдельная схема) были показаны отношения сходства—включения между соседними пробными площадями (рис. 1, А). Затем по каждому признаку строились еще две схемы. На одной из них каждая пробная площадь соединялась дугой с той из соседних пробных площадей, с которой она имеет максимальное (из максимальных) значение сходства—включения (рис. 1, Б). На другой схеме каждая пробная площадь соединялась с той из соседних, с которой имеет по данному признаку минимальное (из минимальных) значение сходства—включения (рис. 1, В). В результате на двух последних схемах образовалось по несколько графов (рис. 1, Б, В), которые на основе этих же процедур были объединены в более крупные графы, а те — в еще более крупные.² Все графы рассматривались как предварительно выделенные территориальные единицы разных уровней.

Пробные площади по краю ключевого участка имеют «неполный набор» соседних пробных площадей, что следует учитывать при их объединении в графы. Чтобы избежать ложной точности при объединении отдельных пробных площадей в графы, был использован иной вариант методики: каждая пробная площадь соединялась дугой не только с той из соседних пробных площадей, с которой имеет максимальное (минимальное) значение сходства—включения, но и с другими соседними площадями, значения сходства—включения с которыми отличаются от максимального (минимального) для данной пробной площади менее чем на 10 %. В результате многие пробные площади оказались соединенными не с одной, а с несколькими соседними площадями, большинство графов объединили большее число пробных площадей. Выделенные таким способом территориальные единицы примерно соответствуют территориальным единицам 2-го порядка, полученным предыдущим вариантом методики.

¹ Обилие рассчитывалось по формуле $(\Pi \times В)^{2/3}$, где Π и $В$ — соответственно проективное покрытие и высота (Осипов, 1991).

² Для объединения графов, как и отдельных пробных площадей, в общем могут быть использованы разные критерии оптимальности и разные процедуры, в том числе и те, которые применяются при классификации (см., например, Дюран, Одделл, 1977).

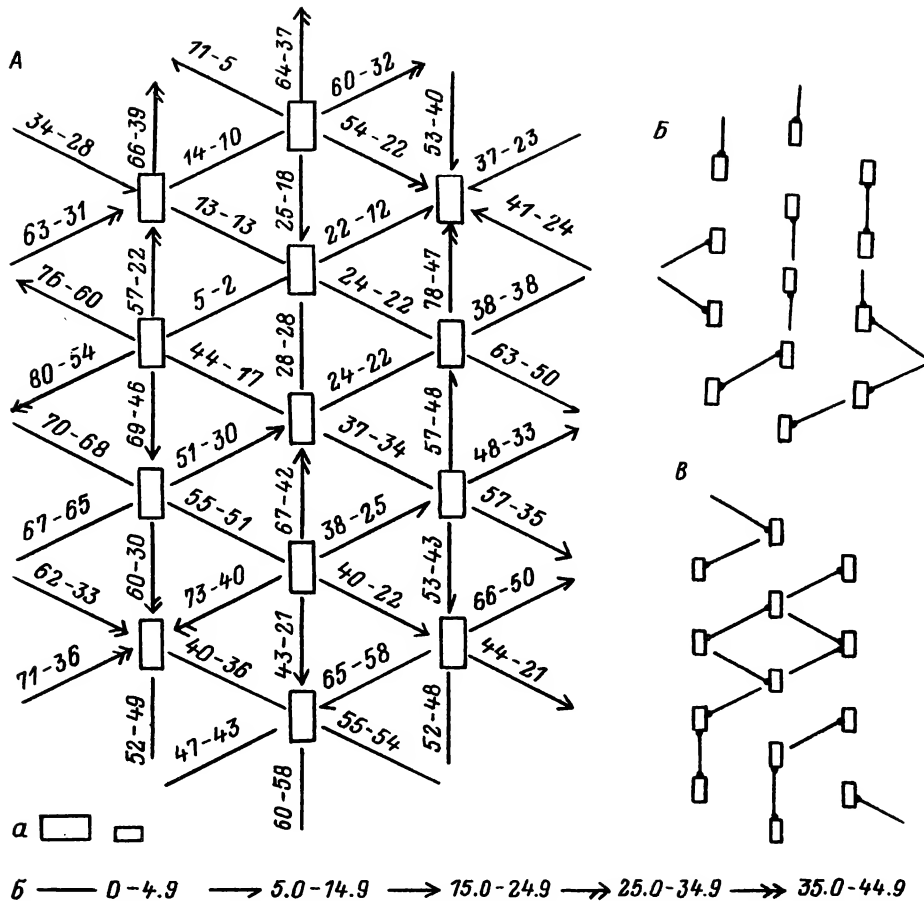


Рис. 1. Графы отношений сходства—включения между соседними пробными площадями.

На схеме А для каждой пары соседних пробных площадей цифрами показаны максимальное и минимальное значения меры включения, а стрелками обозначены величина разности между ними и направление максимального включения. На схемах Б и В каждая пробная площадь соединена дугой с точкой в основании с той из соседних пробных площадей, с которой она имеет максимальное (из максимальных, Б) и минимальное (из минимальных, В) значения сходства—включения. Меры включения вычислены на основе обилия видов. На схемах показан один и тот же фрагмент ключевого участка; расположение пробных площадей соответствует их расположению по местности. а — пробные площади; б — шкала различий между максимальным и минимальным значениями включений данной пары пробных площадей друг в друга, %.

4. Выявленные с помощью вариантов методики закономерности были рассмотрены с точки зрения территориальных закономерностей всего имеющегося комплекса характеристик растительного покрова и ландшафта в целом. Легче других интерпретировались территориальные единицы и границы, выделенные на основе значений максимального сходства—включения соседних участков (рис. 2, А—В). Они были положены в основу выделения «окончательных» территориальных единиц растительного покрова (рис. 2, Г). Чтобы учесть ограничения методики, связанные с формальным расположением пробных площадей и неполным выявлением соседства для крайних из них, была проведена корректировка. Предварительно выделенные территориальные единицы и границы корректировались, если мелкие контуры и широкие границы, которые могут быть отражены в данном масштабе, не выделились из-за большого расстояния между пробными площадями; если граница, хорошо намеченная в разных схемах на значительном протяжении, на каком-то участке не выявилась (например, когда

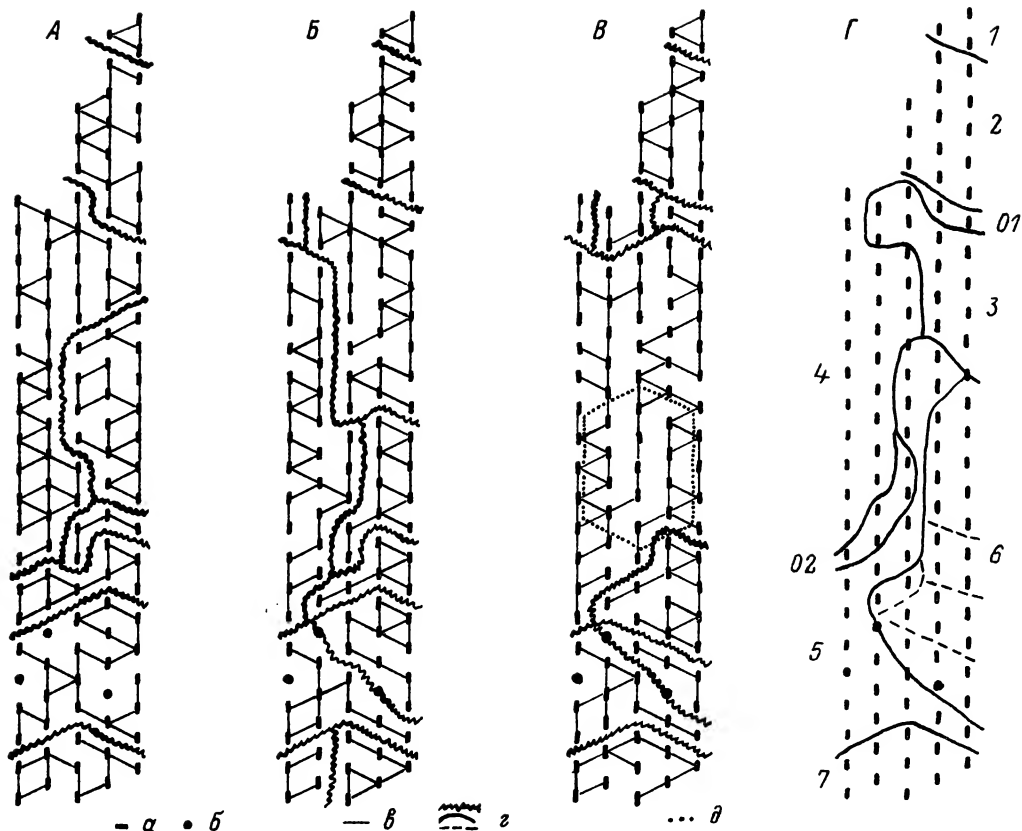


Рис. 2. Территориальные единицы и границы растительного покрова ключевого участка, выделенные на основе отношений максимального сходства—включения между соседними пробными площадями.

Схемы построены по значениям мер включения, рассчитанным на основе: А — видового состава, Б — обилия видов относительно суммы обилий видов данного сообщества, В — обилия видов. Для каждой пробной площади дугой указаны максимальное и отличное от него менее чем на 10% значения сходства—включения с соседними пробными площадями. Г — территориальные единицы (1—7) и границы, выделенные на основе более разностороннего анализа (их характеристика приведена в тексте). α, β — пробные площади (β — пробные площади, попавшие в русло реки); γ — дуги, отражающие максимальное сходство—включение; δ — границы; ε — фрагмент ключевого участка, показанный на рис. 1.

попавшая на границу пробная площадь оказалась одинаково сходной с соседними пробными площадями разных контуров).

Отношения минимального сходства—включения были использованы в качестве еще одной характеристики строения территориальных единиц и границ. Более того, их анализ представляет самостоятельный интерес, так как графы минимального сходства—включения показывают максимальные в данном аспекте градиенты растительного покрова и отражают другие ландшафтные градиенты. Это существенно для выявления реальных ландшафтных связей, которые часто имеют место не между сходными, а между различными, комплементарными друг другу участками (Арманд, 1975; Ретеем, 1975). Кроме того, по ориентированным графам прослеживаются закономерности изменения такой характеристики, как величина различий между максимальной и минимальной мерами включения друг в друга одной пары пробных площадей. В общем же в матрице несимметричных мер включения содержится богатая

информация, в описанных же вариантах методики использована лишь часть этой информации.

Территориальные единицы растительного покрова ключевого участка

На основе изложенной методики на ключевом участке было выделено 7 территориальных единиц растительного покрова³ (рис. 2, Г, З).

Кустарниково-кустарничковые зеленомошные тундры (1), верхняя часть западного склона. Отдельные участки тундр имеют довольно высокие значения и максимального, и минимального сходства—включения. Граница с лесом по использованным признакам выделяется однозначно.

Еловые леса (2), нижняя и средняя части склона. В центральной части этой территориальной единицы выделяется «ядро» (ельник с лиственницей зеленомошной), характеризующееся довольно высокими максимальными значениями сходства—включения. Максимальные и минимальные значения сходства—включения соседних участков с учетом обилия видов становятся очень низкими при переходе к верхней части контура (редкостойному ельнику и еловому редколесью кедровостланниковому), к его нижней части (лиственнично-еловому редколесью разнотравному) и к участкам на этом же уровне склона (каменноберезовому ельнику травяно-зеленомошному). Значения, вычисленные по видовому составу, распределены более равномерно. В этой территориальной единице растительного покрова отношения включения по видовому составу направлены от участков ядра к краевым участкам, а с учетом обилия видов — от краевых к центральным. Основная часть этой территориальной единицы по разным признакам выделилась однозначно. Положение ее нижней границы, выделенной по видовому составу, несколько отличается от границы, выделенной по обилию видов (рис. 2), вероятно, за счет положения ряда пробных площадей прямо на границе. Граница (древесные куртины и луговые поляны) показана контуром (01). В целом выраженность и верхней, и нижней границ данной территориальной единицы высокая.⁴

Средняя часть ключевого участка приходится на авлау (характеристику этого долинного природного комплекса см. Осипов, 1989б, 1990). Построенные по разным признакам схемы в этой части ключевого участка имеют между собой значительные различия. В то же время на разных схемах есть совпадающие отрезки границ и аналогичные участки территориальных единиц. Многие границы, которые лишь фрагментарно наметились в варианте методики, отраженном на рис. 2, А—В, выделились в более детальном варианте методики (рис. 1), т.е. в средней части ключевого участка выявилось несколько инвариантных ядер территориальных единиц (моховые болота, лугово-пустошный участок) и фрагментов границ (между однотипными болотными массивами, между лугово-пустошным участком и болотами), наметилась граница между лугово-пустошным и луговым участками. Кроме того, на схемах, составленных на основе максимального сходства—включения с учетом обилий видов, выявились низинные болота

³ Понятие «территориальная единица растительного покрова» здесь используется в качестве наиболее общего понятия для обозначения участков растительного покрова самой разной размерности, фитоценотической природы, строения и т.п. Аналогичное понимание этого термина в явном виде есть в ряде работ (Александрова, 1969; Катенин, 1988). Эта статья посвящена выделению конкретных территориальных единиц (далее приведена их характеристика). Проблема типизации территориальных единиц не затрагивается.

⁴ Понятие «выраженность границы» вбирает в себя понятия пространственной резкости границы и типологической контрастности смежных территориальных единиц (Виноградов, 1978). На рассматриваемом ключевом участке два наименее резких отрезка границ показаны контурами, другие границы в данном масштабе изображены сплошными линиями.

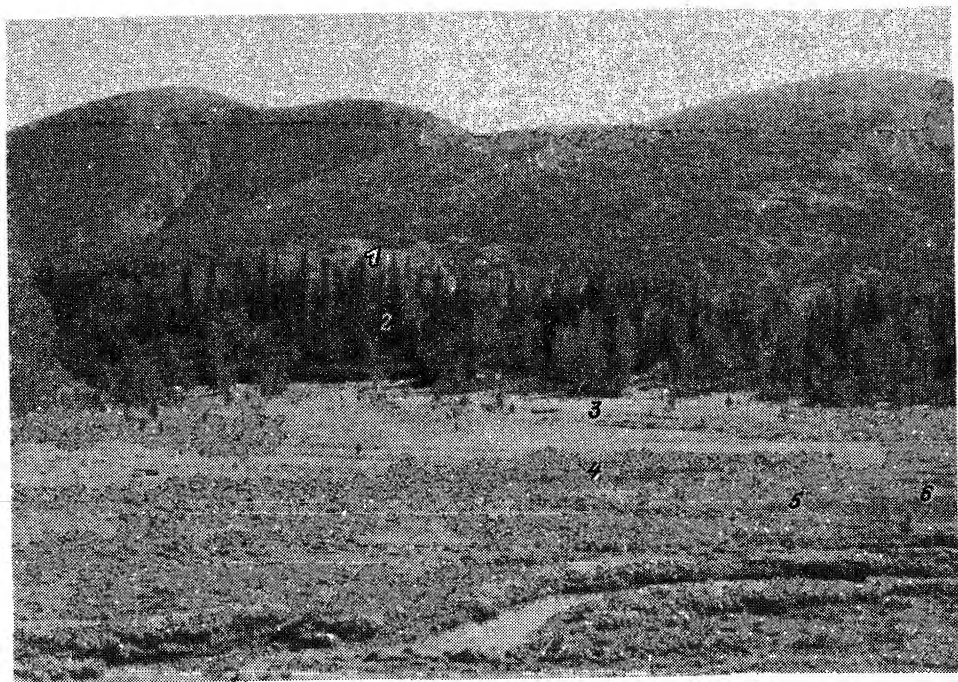


Рис. 3. Территориальные единицы (1—6) растительного покрова ключевого участка.
Характеристика территориальных единиц приведена в тексте.

(рис. 2, Б, В). На этой основе в авлае были выделены следующие территориальные единицы растительного покрова.

Мохово-разнотравные луга с участками пустошных лугов и разнотравных зарослей кустарников (3), шлейф склона. Соседние участки имеют между собой невысокое сходство—включение, но и резких различий нет. Граница со следующей территориальной единицей намечается однозначно (но не во всех вариантах методики выделилась) по всем использованным признакам (рис. 2). Граница с болотами не выделилась, вероятно, потому, что некоторые пограничные пробные площади попали непосредственно на границу и имеют близкие значения сходства—включения с соседними пробными площадями обеих территориальных единиц.

Пустоши с участием пустошных лугов (4), шлейф склона и конус выноса. Ядро и границы на большом протяжении этой территориальной единицы по использованным признакам наметились однозначно. Сходство—включение соседних участков от низкого до высокого, очень резких различий нет. Часть границы с болотами имеет значительную ширину и представлена переходными комбинациями (02).

Травяные болота с участием лугов и кустарников (5), дно долины. Эта территориальная единица однозначно выявилась на схемах, составленных с учетом обилия видов (рис. 2, Б, В). На схемах, построенных по видовому составу, граница этой территориальной единицы с переходными болотами менее выражена и выявляется лишь при более детальном анализе. В эту территориальную единицу включен узкий участок с преобладанием травяных болот, находящийся между пустошами и моховыми болотами, который, по-видимому, не выявился из-за довольно редкого расположения пробных площадей. Сходство—включение соседних участков среднее и высокое, особенно резких различий нет.

Моховые болота с участием травяных болот и кустарников (6), дно долины. В целом моховые болота на разных схемах наметились сходно. Выделилось несколько контуров, некоторые из них хорошо соответствуют отдельным выпуклым торфяникам. Небольшие торфяники и отдельные отрезки границ более крупных торфяников не выделились в значительной степени из-за положения на небольших участках лишь 1—2 пробных площадей или приграничного положения некоторых из площадей. (На рис. 2, Г отдельные торфяники разделены пунктиром). Сходство—включение соседних участков в основном среднее и низкое, есть резкие различия.

Лиственничные редколесье и редины кедровостланиковые зеленомошные (7), восточный склон. Сходство—включение соседних участков преимущественно высокое. Особенно резких различий нет. Выраженность границы данной территориальной единицы с соседней (травяными болотами) на ключевом участке наибольшая.

Сравнение схем строения растительного покрова ключевого участка

Среди использованных вариантов методики есть такие, которые различаются только каким-то одним условием при идентичности прочих. Это позволяет в рамках данной методики точно оценить влияние меняющегося условия на полученные схемы строения растительного покрова. Проведены попарное сравнение схем, построенных по трем признакам, на основе максимального сходства—включения (они изображены на рис. 2, А—В), и такое же попарное сравнение аналогичных им трех схем, построенных на основе минимального сходства—включения. Сравнение проводилось по признаку наличия—отсутствия аналогичных дуг. Для сравнения выбрано несколько коэффициентов соответствия (Песенко, 1982), среди которых есть абсолютные и относительные, учитывающие и не учитывающие клетку d четырехпольной таблицы, симметричные и несимметричные: $K_1 = b + c$, $K_2 = a/(a + b)$, $K_3 = a/(a + c)$, $K_4 = a/(a + b + c)$, $K_5 = (a + d)/(a + b + c + d)$, $K_6 = (ad + bc)/\sqrt{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$, где a , b , c — значения четырехпольной таблицы. В данном случае a — число дуг, которые в двух сравниваемых схемах занимают одно и то же положение (связывают ту же пару площадок); b и c — число дуг, которые представлены в одной схеме, а в другой соответствующие им дуги отсутствуют; d — число пар соседних площадок, между которыми в обеих сравниваемых схемах дуги отсутствуют. Значения трех из этих коэффициентов приведены в таблице.

Сравнение показало, что схемы, построенные на основе одних и тех же процедур, но по разным признакам, в высокой степени сходны. Наиболее сходны между собой схемы, построенные с использованием обилий видов. В меньшей степени с каждой из них сходна соответствующая схема, построенная по видовому

Значения коэффициентов при сравнении схем строения растительного покрова ключевого участка

Коэффициенты	Схемы максимального сходства—включения		Схемы минимального сходства—включения	
	Б	В	Б	В
K_4	А 0.63	0.63	А 0.71	0.67
	Б	0.68	Б	0.82
K_5	А 0.78	0.79	А 0.86	0.84
	Б	0.83	Б	0.92
K_6	А 0.57	0.58	А 0.72	0.67
	Б	0.66	Б	0.84

Примечание. Буквами обозначены схемы, построенные на основе разных признаков: А — видового состава, Б — обилия видов относительно суммы обилий видов данного сообщества, В — обилия видов.

составу. Сравнение также показало, что пары схем, построенные на основе минимального сходства—включения, чаще более сходны между собой, чем аналогичные им пары схем, построенные по максимальному сходству—включению (см. таблицу).

Заключение

Отметим некоторые характерные черты изложенной методики, что позволит определить сферу ее целесообразного применения. Методика позволяет рассматривать растительный покров как поле значений сходства—включения, выделять территориальные единицы и границы, выявлять иерархические закономерности, вести анализ в других аспектах. При этом могут использоваться разные признаки растительности. В основе анализа — территориально упорядоченные множества пробных площадей и парных отношений между ними. Несимметричные меры включения дают возможность отразить отношения сходства, включения, сходства—включения. Акцент на сравнение территориально соседних пробных площадей ведет к выделению территориальных единиц на основе как внутреннего строения последних, так и непосредственного их окружения. При анализе территориальных единиц предполагается одновременный анализ границ, и наоборот, что необходимо для более полного отражения строения растительного покрова. Изобразительные средства теории графов позволяют наглядно представлять территориальные закономерности. Каждый шаг формального анализа легко интерпретируется. Все это дает возможность вести анализ территориального строения растительного покрова с минимальным абстрагированием от индивидуальных особенностей и длительным отражением закономерностей конкретных участков.

Основные положения изложенной методики были использованы и при качественном анализе растительного покрова существенно большей территории. На аэрофотоснимках, полевых картосхемах и ландшафтных снимках благодаря большой контрастности растительности оказалось возможным различить несколько градаций сходства—включения соседних участков растительного покрова. Эти порядковые оценки и были использованы, согласно изложенной методике, для выделения территориальных единиц при составлении карты растительного покрова осевой части хр. Ям-Алинь в масштабе 1 : 25 000 (Осипов, 1990).

Я благодарен А.В. Глебову и Б.И. Семкину за обсуждение некоторых вопросов, Н.А. Михалевой и Г.А. Толстоуховой за помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 277 с. — Арманд А.Д. Теория поля и проблема выделения геосистем // Вопросы географии. М.: Мысль, 1975. Т. 98. С. 92—106. — Виноградов Б.В. Геоботанические границы по дистанционным данным // Геоботаническое картографирование 1978. Л.: Наука, 1978. С. 22—33. — Волкова В.Г. Детальные планы растительности и метод комплексной ординации // Геоботаническое картографирование 1969. Л.: Наука, 1969. С. 42—51. — Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137—330. — Дюран Б., Оделл П. Кластерный анализ. М.: Статистика, 1977. 128 с. — Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197. — Лобанова В.Ф. О количественных показателях сезонной динамики душистоколосьного луга // Материалы по динамике растительного покрова. Докл. на Межвуз. конф. Владимир, 1968. С. 125—126. — Осипов С.В. Методика выделения контуров растительного покрова на основе максимальных связей // Крупномасштабное картографирование растительности. Тез. докл. Л., 1989а. С. 35—37. — Осипов С.В. Эколого-ценотические особенности флоры мезокомплекса авлая хребта Ям-Алинь (Амуру-Удское

междуречье) // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 3. С. 350—358. — *Осипов С.В.* Растительный покров подгольцового пояса хребта Ям-Алинь: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 144 с. — *Осипов С.В.* Количественный показатель участия вида в растительном сообществе на основе проективного покрытия и высоты // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 752—758. — *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с. — *Ретеюм А.Ю.* Физико-географическое районирование и выделения геосистем // Вопросы географии. М.: Мысль, 1975. Т. 98. С. 5—27. — *Семкин Б.И.* Сравнительный многомерный анализ структурной организации растительного покрова: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 34 с. — *Сочава В.Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Хруцкий В.С.* Некоторые количественные методы оценки характера границ фитоценозов // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 180. Ч. II. С. 251—257. — *Beschel R.E., Webber P.J.* Gradient analysis in swamp forests // Nature. 1962. Vol. 194. N 4824. P. 103—105. — *Falinski J.B.* Variabilite saisonniere des phytocenosos // Acta. Soc. Bot. Poloniae. 1962. Vol. 31. N 2. P. 239—263.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 14 V 1990

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:581.5(729.1)

© 1992

A. Borhidi. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1991. 857 p. (А. Борхиди. Фитогеография и экология растительности Кубы. Будапешт, 1991).

I. T. FEDOROVA. A. BORHIDI. PHYTOGEOGRAPHY AND VEGETATION ECOLOGY OF CUBA. 1991

В 1991 г. в Венгрии была опубликована монография известного венгерского ботанико-географа А. Borhidi «Фитогеография и экология растительности Кубы». Книга явилась результатом почти 25-летних исследований автора. Издана она на английском языке, объем 857 с. Книга прекрасно иллюстрирована цветными и черно-белыми фотографиями, дающими представление о наиболее распространенных типах кубинской растительности, доминантах, характерных видах и индикаторных растениях. Текст сопровождается многочисленными картосхемами, графиками и таблицами, содержащими разносторонние характеристики различных категорий растительности и составляющих экотопа.

Краткая авторская аннотация, помещенная на внутренней части суперобложки, дает общее представление о содержании книги. Главная тема изданной монографии — анализ взаимосвязей между климатом и зональной растительностью, а также корреляции между почвами и растительными сообществами. Значительное место в работе занимает подробный анализ кубинской флоры. Дано детальное описание геоботанических районов Кубы, их географии, климата, почв и растительности. Указаны важнейшие территории, подлежащие охране. Основные типы растительности острова отражены в тексте и на карте растительности.

Исследования флоры и растительности Кубы начаты автором в 1965 г. и первоначально были основаны на имеющихся публикациях, довольно общих, дающих представление о тропической растительности. Первая экспедиционная поездка на Кубу А. Borhidi была предпринята в 1969 г. и длилась 14 месяцев. Главная цель полевых исследований заключалась в составлении карты растительности Кубы в масштабе 1 : 1 000 000. Возобновились полевые работы в 1974 г. и продолжались более 2 лет. В этот период осуществлялось изучение тропических вечнозеленых лесов по программе «Человек и биосфера» на исследовательской станции в Сьерра дель Розарио. Одновременно составлялась карта растительности Кубы в масштабе 1 : 500 000.

Большое внимание уделялось биоклиматическим исследованиям, крайне необходимым для составления карты естественной потенциальной растительности, поскольку 3/4 кубинской территории в настоящее время занято вторичными сообществами.

А. Borhidi проанализировал все высшие растения кубинской флоры и их принадлежность к той или иной жизненной форме. При этом за основу были взяты и несколько изменены в соответствии со спецификой видов существующие классификации жизненных форм (Raunkiaer, 1934; Ellenberg, Mueller-Dombois,

1966). Основываясь на полученном материале, автор составил первый экологический спектр кубинской флоры.

Значительное место в книге занимает анализ географии растений острова. Borhidi разработал новое фитогеографическое районирование Кубы с учетом и анализом материалов предыдущих исследователей.

Основная задача проведенных автором исследований заключалась в выявлении современного потенциала естественных растительных ресурсов, что является научной основой для их охраны и рационального хозяйствования. Для установления первичной растительности окультуренных земель использованы материалы, характеризующие биоклиматический потенциал острова. С этой целью были составлены новая карта осадков Кубы и карта водного баланса (осадки—испарение). На основании 217 климатодиаграмм, построенных с использованием полученных данных по методу Госсена, установлены типы климата Кубы, проанализировано их территориальное распределение, подготовлена новая биоклиматическая карта Кубы. Для выявления корреляции между климатом и растительностью автором охарактеризовано 11 биоклиматических комплексов и трансект растительности. Полученные материалы позволили восстановить и экстраполировать на обширную территорию острова потенциальную естественную растительность, измененную человеком, и составить карту растительности Кубы. Биоклиматические исследования послужили основой и для составления экологической карты Кубы.

Книга состоит из шести весьма содержательных частей (глав). В первой части книги, названной «Биоклиматические основы», приведена подробная характеристика физико-географических особенностей острова. В нее входят орография, гидрография, характеристика кубинского климата. Излагается концепция биоклиматологии, связь биоклимата и распределение растений. Отдельная глава в этой части содержит математическое выражение для климатических характеристик.

В разделе, названном «Взаимосвязи климата и растительности», рассматриваются корреляция между географическими особенностями климата и растительностью, а также разнообразие зональной растительности в сезонном тропическом климате.

Вторая часть книги посвящена взаимосвязи между почвой и растительностью Кубы. Начинается она с анализа существующих почвенных классификаций для данной территории. В таблице, названной «Корреляции между растительностью и типами почв Кубы», указаны основные физиономические подразделения растительности и соответствующие им почвенные категории, согласно различным классификациям почв. Основное внимание уделено почвенным типам, материнской породой которых являются широко распространенные на Кубе разнообразные серпентины. Детально рассмотрены особенности и характерные черты серпентиновой флоры Кубы.

В отдельной главе анализируется происхождение кубинских саванн. Рассмотрены концепции различных авторов на эту тему. Приведена классификация кубинских саванн, выполненная автором вместе с Негтега, основанная на физиономических критериях. Подробно охарактеризован каждый тип саванн. В тексте приведена схема современного распределения саванн в пределах Кубы.

Третья часть книги посвящена фитогеографии Кубы. Начинается она с раздела, содержащего описание жизненных форм, их классификации и биологического спектра флоры. Выполнен ботанико-географический анализ; результаты его помещены в текстовой таблице. Особый раздел посвящен происхождению флоры Кубы.

Ботанико-географическое районирование, рассмотренное в четвертой части, выполнено автором на основе флористических, геоботанических, географических, геологических и почвенных характеристик. Borhidi критически пересмотрел ранее выполненные другими авторами схемы ботанико-географического районирования

Кубы. Выделены 3 подпровинции, 9 секторов и 36 флористических регионов. Приведено краткое описание географических особенностей, климата и растительности каждого флористического региона.

На основе авторского гербарного материала (20 000 экз. растений) описано 5 новых родов, более 350 видов, подвидов и разновидностей.

Карте растительности Кубы, составленной в масштабе 1 : 250 000, посвящена пятая часть книги. На этой карте показано 37 различных картируемых подразделений. Крупные подразделения легенды, а их 11, основаны на эколого-физиономических критериях: 1 — влажные или дождевые леса, 2 — сезонные вечнозеленые, 3 — полулистопадные, 4 — тропические карстовые, 5 — сухие леса и карстовые редколесья, 6 — полупустынная растительность, 7 — горные вечнозеленые кустарниковые редколесья и чащи, 8 — тропические хвойные леса, 9 — саванна, 10 — пресноводная растительность, 11 — прибрежная растительность. Далее в тексте дана подробная характеристика выделенных категорий растительности с описанием состава, фотографиями доминирующих видов, структурными профилями.

Карта растительности в цветном исполнении приложена к текстовой части. На обратной стороне карты помещены выполненные А. Borhidi вместе с другими авторами картосхема фитогеографических районов Кубы, экологическая карта, климатическая карта водного баланса, биоклиматическая карта Кубы в черно-белом варианте.

Из 5 существующих карт растительности на территорию Кубы представленная карта является наиболее информативной. Она была использована нами при составлении «Карты растительности мира» в масштабе 1 : 60 000 000 для атласа «Природная среда и естественные ресурсы мира», подготовленного к изданию Институтом географии РАН.

Впервые на этой карте благодаря классификации, разработанной А. Borhidi, детально показана лесная растительность. Выделены постоянновлажные леса, в которые вошли предгорные влажные, склерофильные горные дождевые на серпентинах и низкорослые леса. Автором обосновано существование на Кубе сезонных вечнозеленых лесов, которые дифференцированы на сезонные вечнозеленые леса низменностей и предгорные. Полулистопадные леса включают в себя мезофитные полулистопадные и ксерофитные леса.

Тропические леса подразделены на западно-кубинские варианты богатых и бедных карстовых лесов, восточно-кубинские карстовые леса и горные карстовые леса.

Сухие леса и кустарниковые заросли включают в себя сухие вечнозеленые леса, сухие колючие кустарниковые заросли на известняках, сухие колючие кустарниковые заросли на известняках и на серпентинах, полусухие вечнозеленые кустарниковые заросли.

Тропические хвойные леса, представленные сосняками, дифференцированы на 5 категорий: сосновые редколесья на белых песках из *Pinus tropicalis*; редколесья из *P. tropicalis*, *P. caribaea* на сланцах; леса из *P. caribaea* на серпентинах; леса горные; леса папоротниково-сосновые.

В части, посвященной карте, есть раздел о классификации основных типов леса Кубы. Как известно, картирование и классификация влажных тропических лесов весьма затруднительны из-за их флористического богатства, являющегося причиной высокого разнообразия растительных ассоциаций. Для классификации растительности была построена числовая матрица, проанализированная по 3 параметрам — флористическому составу, спектру жизненных форм и хронологическому спектру. Для обработки матрицы использована компьютерная техника.

Последняя, шестая часть носит название «Систематическая служба растительных сообществ». Опубликованный систематический обзор основан на материалах геоботанической съемки, выполненной А. Borhidi вместе с другими исследовате-

лями (O. Muniz, E. Del-Risco, R. Capote) за 10 лет (1969—1979 гг.). В приложении к тексту напечатан сводный список кубинских древесных сообществ.

Заканчивается монография указателем латинских названий растений, упоминаемых в тексте, и значительным списком (более 700 названий) использованных первоисточников.

В целом следует отметить, что монография А. Borhidi — прекрасно изданная книга, основанная на огромном фактическом материале, проанализированном на современном научном и методическом уровне. Она содержит разностороннюю информацию как о растительном покрове Кубы, так и о среде обитания.

Книга, безусловно, будет пользоваться заслуженным вниманием ученых-ботаников, вызовет интерес у флористов, геоботаников и экологов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ellenberg H., Mueller-Dombois D. Tentative physiognomic ecological classification of plant formations of the Earth // Ber. Geobot. Inst. Rübel. 1966. Vol. 37. P. 21—56. — Raunkiaer C. Life-form of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

И.Т. Федорова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 II 1992

ХРОНИКА

УДК 061.3:581.9

© 1992

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ «ПАНАРКТИЧЕСКИЕ ФЛОРЫ И ФАУНЫ»

(Москва, 25 II—1 III; Ленинград, 4—6 III 1991)

B. A. YURTSEV. A WORKSHOP «PANARCTIC FLORAS AND FAUNAS» (MOSCOW, 25 II—1 III; LENINGRAD, 4—6 III 1991)

История проекта «Панарктическая флора» освещалась в Ботаническом журнале ранее (Юрцев, 1991). Предложение о подготовке к изданию циркумполярных «Флор» по разным группам растений было сделано Б.А. Юрцевым в 1989 г. на Совещании приарктических стран по научному сотрудничеству в Арктике (Yurtsev, 1990) и получило общую поддержку (Hoffmann, 1990; Murray, 1990). На советско-американском совещании по программе «Биологическое разнообразие» (Москва, 1989 г.) в совместном докладе D. Murray и Б.А. Юрцев изложили подробную программу издания панарктических сводок по сосудистым растениям, мхам и лишайникам, а R. Hoffmann предложил издать «Панарктическую фауну млекопитающих». Центральное место в подготовке сводок американские докладчики отводили созданию компьютерных баз данных.

Рабочее совещание, состоявшееся 25 II—6 III 1991 г., было первым специальным обсуждением комплекса вопросов, связанных с реализацией подобного проекта. По желанию американской стороны, совещание в основном проходило в Москве, непосредственным организатором был Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (ИЭМЭЖ). Программа совещания и перечни вопросов для обсуждения были разработаны на основе предложений Б.А. Юрцева, D. Murray, R. Hoffmann.

Официально в совещании участвовало 29 человек, в том числе 15 ботаников. В состав последних входили К.Л. Виноградова (БИН, лаборатория альгологии); О.М. Афолина, Н.С. Голубкова (БИН, лаборатория лишенологии и бриологии); Н.В. Матвеева, В.В. Петровский, В.Ю. Разживин, О.В. Ребристая, О.В. Хитун, Б.А. Юрцев (БИН, лаборатория растительности Крайнего Севера); А.Н. Беркутенко (Институт биологических проблем Севера ДВО АН СССР, ИБПС); D. Murray, B. Murray, A. Batten (Музей Университета Аляски в Фэрбэнксе); M. Walker (Институт арктических и альпийских исследований, Боулдер, США), K. Dunton (Институт морских исследований Университета Техаса, США).

Основная часть совещания проходила в Москве с 25 II по 1 III и состояла из 9 заседаний. Было заслушано несколько докладов на общие темы, имеющие отношение к проблемам проекта: «Проблема биоразнообразия и двусторонние инициативы» (R. Hoffmann), «Охрана флоры и фауны. Будущие Красные книги Арктики» (Е.Е. Сыроечковский, Э.В. Рогачева, ИЭМЭЖ), «Проверка гипотез на основании данных по распределению и обилию биоты» (D. Siegel-Causey), «Типология арктических ареалов» (К.Б. Городков, Зоологический институт АН СССР, ЗИН), «Введение к географическим информационным системам (GIS)» (M. Walker). Сообщение о компьютерной информационной системе «Фауна и флора» применительно к задачам ведения «Летописи природы» в заповедниках

сделали В.Г. Петросян, Е.Н. Букварева, Л.А. Дейстфельд (ИЭМЭЖ). Более прямое отношение к проектам издания «Панарктических флор и фаун» имели доклады D. Murray «Цель совещания, задачи проекта и его возможная структура» и Б.А. Юрцева «Этапы подготовки „Панарктических флор” по разным группам».

Существенную часть работы составило обсуждение конкретных вопросов подготовки и реализации проектов, которое проходило отчасти на пленарных, отчасти на секционных заседаниях. Работали ботаническая секция (председатели Б.А. Юрцев и D. Murray), зоологическая (по наземным группам организмов), а также секция морских водорослей (К.Л. Виноградова, K. Danton) и беспозвоночных (И.С. Смирнов, ЗИН). Третий день был целиком посвящен проблемам компьютеризации проектов, включая демонстрации компьютерных программ.

На персональных компьютерах типа IBM и MC Intosh И.С. Смирнов, В.Г. Петросян, M. Walker, A. Batten, B. Murray продемонстрировали в действии различные программы, имеющие отношение к созданию баз данных по биологическому разнообразию. Например, программа базы данных по бриофитам Аляски (A. Batten, B. Murray) в основном может быть использована для создания баз данных при подготовке «Панарктических флор» — по крайней мере по сосудистым растениям, мхам и лишайникам.

Последнее заседание было посвящено принятию итогового документа.

Проект получил общее название — «Панарктическая биота».

Выявилось существенное расхождение основных устремлений ботаников и зоологов — участников проекта. Ботаники были четко ориентированы на создание циркумполярных сводок по крупным группам организмов на основе компьютерных баз данных. У зоологов-маммологов и орнитологов эта конечная цель играла меньшую роль и не акцентировалась, зато упор делался на ведение количественного учета организмов в пунктах интенсивных исследований и на вопросы мониторинга. Очевидно, это определяется меньшим разнообразием арктических млекопитающих и птиц, лучшей изученностью их состава. Устремления ихтиологов и гидробиологов-зоологов ближе к таковым ботаников.

Принята следующая организационная структура проекта:

а) руководители: с советской стороны — В.Е. Соколов, с американской — R. Hoffmann, D. Murray;

б) рабочие группы по конкретным крупным таксонам, для которых будут создаваться сводки (сосудистые растения, мхи, лишайники; морские водоросли, морские беспозвоночные; млекопитающие — сухопутные и морские; птицы; рыбы — пресноводные и морские); во главе каждой рабочей группы — два куратора, в том числе: сосудистые растения — Б.А. Юрцев, D. Murray; мхи, лишайники — Н.С. Голубкова (помощник по мхам — О.М. Афонина), B. Murray; морские водоросли — К.Л. Виноградова, K. Danton;

в) тематические комиссии — по Красным книгам, по биогеографическому районированию Арктики, по базам данных.

Обсуждение деталей программы подготовки «Панарктических флор» по сосудистым растениям, мхам, лишайникам, вопросов создания баз данных продолжилось в Ленинграде (2—7 III 1991); с американской стороны участвовали D. Murray, B. Murray, A. Batten, M. Walker. Состоялась встреча (пресс-конференция) участников совещания с ботаниками БИН по вопросам подготовки «Панарктических флор». M. Walker прочитала две лекции: а) по флористике и растительности балгуньяхов, б) введение в географические информационные системы.

Далее кратко излагаются итоги обсуждения основных вопросов подготовки «Панарктических флор сосудистых растений, мхов, лишайников», по которым достигнуто общее согласие.

Участники высказались за более строгое и узкое понимание Арктики (как области, для которой будут издаваться сводки) с исключением не только Командорских и Алеутских островов, но и Исландии, возможно, также Южной

Гренландии, северного побережья Фенноскандии и подзоны крупных стлаников. Для других групп организмов возможны иные решения, однако все сводки должны быть скоординированными, с тем, чтобы обеспечить возможность получения данных о видовом составе любой группы в собственно Арктике. Ограничение Арктики для морских групп организмов неизбежно должно отличаться от такового для наземных, причем в этом вопросе имеются расхождения между морскими альгологами, склонными ограничить Арктику Северным Ледовитым Океаном, и специалистами по морским беспозвоночным, склонными не включать в Арктику бореализованные пригольфстримско-атлантические акватории.

Высказаны предложения о том, чтобы проект секторального и широтно-зонального подразделения Арктики был подготовлен прежде всего в рамках подпроекта по сосудистым растениям (для которых разработаны несколько схем зонального деления, охватывающих всю циркумполярную область, и по крайней мере одна детальная схема флористического районирования; эти вопросы обсуждались на специальном симпозиуме на XII МБК, результаты опубликованы в книге «Арктическая флористическая область», 1978).

Решено давать для каждого вида краткий диагноз долготного и широтного распространения (по образцу «Арктической флоры СССР»), для чего намечено разработать (на основе существующих) стандартную классификацию долготного, широтнозонального и высотного распространения.

Точечные карты распространения видов в Арктике будут публиковаться (составляться с помощью ЭВМ) на стандартных бланках нескольких вариантов (точки задаются через координаты); для частей ареала с практически повсеместным присутствием вида рекомендуется штриховка; будут использованы информация коллекционных этикеток, литературные данные о местонахождениях, данные флористических списков (с соответствующим кодом в базах данных), каталогизационные материалы «Арктической флоры СССР».

Для использования экологической информации этикеток, вводимых в базы данных, предполагается разработка стандартной (иерархической) классификации местоположений и растительности (структурно-доминантной), прежде всего для сосудистых растений.

В число главных двух целей проекта наряду с выпуском циркумполярных сводок по крупным таксонам входит создание циркумполярных баз данных по соответствующим группам организмов, что имеет и вполне самостоятельное значение для познания арктической биоты, ее мониторинга и сохранения. Участники ботанической секции одобрили разрабатываемую В. Murrey и А. Batten схему базы данных по арктическим бриофитам, которая может быть принята и для других групп растений; в схеме предполагается разработка (по типу «меню») стандартных перечней пунктов сборов (с координатами и прочими сведениями), коллекторов, сведений о номенклатурном типе, о ранее опубликованных картах ареалов, данных об общем распространении, числах хромосом и т. д.; эта работа нуждается в завершении. Программы рассчитаны на компьютеры системы Apple-McIntosh, американская сторона планирует предоставить (на основе гранта) российской стороне необходимую технику, включая ЭВМ McClassic, облегчающую переход на IBM-совместимые компьютеры.

Участники высказались за замену длинных описаний таксонов растений диагнозами, дополняемыми отличиями от близких таксонов, и за сжатый стиль определительных таблиц, а также за то, чтобы по возможности иллюстрировать каждый вид штриховым рисунком (осуществление последнего пожелания зависит от уровня финансирования проекта).

Решено хромосомные числа публиковать в регулярных выпусках каждой сводки, показывая особыми значками местонахождения образцов с подсчитанными 2n на картах распространения видов; данные о 2n будут включены и в предварительно издаваемые «чеклисты».

Участники согласились, что до начала подготовки регулярных выпусков каждой сводки необходим достаточно продолжительный (5—6 лет) подготовительный период, за время которого предстоит: а) завершить создание организационной структуры проекта, а к концу периода — издательских комитетов и авторских коллективов; б) разработать и опубликовать макет издания; в) ввести в действие и апробировать компьютерную технологию, ознакомиться с процедурой работы российских участников, создать базы данных; г) обеспечить участников современными средствами связи (включая факс, возможно, электронную почту); д) начать выпуск «Newsletters», издание годичных перечней опубликованных работ по систематике, флористике и географии растений Арктики; е) активизировать процесс обмена между сторонами публикациями, коллекциями, визитерами для тренинга, совместных работ в гербарии, на ЭВМ, совместных полевых исследований. Ключевой задачей в этом отношении является обеспечение зарубежных поездок специалистов по особо трудным группам арктической флоры на срок не менее 2 месяцев для ревизии арктических гербариев С.-Петербурга, Фэрбенкса (Аляска, США), Оттавы, Копенгагена, Стокгольма; для этого необходимо подключение к проекту ботаников Канады и Скандинавии.

Результатами этого подготовительного периода явятся также: а) вводный выпуск «Панарктической флоры» со справочным аппаратом, классификацией ареалов, экотопов, сообществ, схемой долготного и широтнозонального разделения Арктики; б) «чеклисты» для всей Арктики по названным выше группам организмов, т.е. критические списки с указанием для каждого вида принятого названия, ключевых синонимов, распределения по секторам Арктики, установленных у арктических популяций хромосомных чисел; в) «Красная книга Арктики»; г) атлас ареалов берингийских видов, в который предполагается включить карты распространения реликтовых сообществ в Берингийской Арктике. Основные издания планируется выпускать параллельно на английском и русском языках.

На совещании была согласована программа действий на ближайшее время. В соответствии с ней координатор по ботанике D. Mugaу к октябрю 1991 г. подготовил предложения к запросу на грант по проекту «Панарктическая флора» (охватывающему флоры сосудистых растений, мхов и лишайников). Аналогичный документ по Панарктической биоте в целом был подготовлен Б.А. Юрцевым и подан в Президиум Российской академии наук в декабре 1991 г.

Хотя в качестве инициаторов и организаторов проекта выступают наша страна и США, проект должен носить международный характер: предполагается участие в нем ботаников Канады и скандинавских стран, которые должны будут сами изыскать источники финансирования соответствующих работ. Так как подготовка и издание всех регулярных выпусков займет значительное время, необходимо заинтересовать в участии в проекте молодых систематиков, флористов, биопрограммистов. На подготовительном же этапе решающую роль в создании критических «чеклистов», разработке макетов издания, справочного аппарата, научно-обоснованных рабочих схем зонального и секторального разделения Арктики должны сыграть флористы и систематики старшего и среднего поколений с большим опытом работы в изучении арктической флоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арктическая флористическая область / Под ред. Б.А. Юрцева. Л.: Наука, 1978. 166 с. — Юрцев Б.А. Завершение издания «Арктической флоры СССР»: ключевая веха на пути к «Панарктической флоре» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 489—498. — Hoffmann R.S. Building a circumpolar database on biological diversity of arctic organisms // Arctic research. Advances and prospects. Pt 2. М.: Nauka, 1990. P. 218—220. — Murray D.F. Flora and vegetation of the Arctic: international cooperation // Arctic research. Advances and prospects.

Pt 2. M.: Nauka, 1990. P. 261—262. — *Yurtsev B.A.* On some international biological research projects // Arctic research. Advances and prospects. Pt 2. M.: Nauka, 1990. P. 257—260.

Б.А. Юрцев

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 I 1992

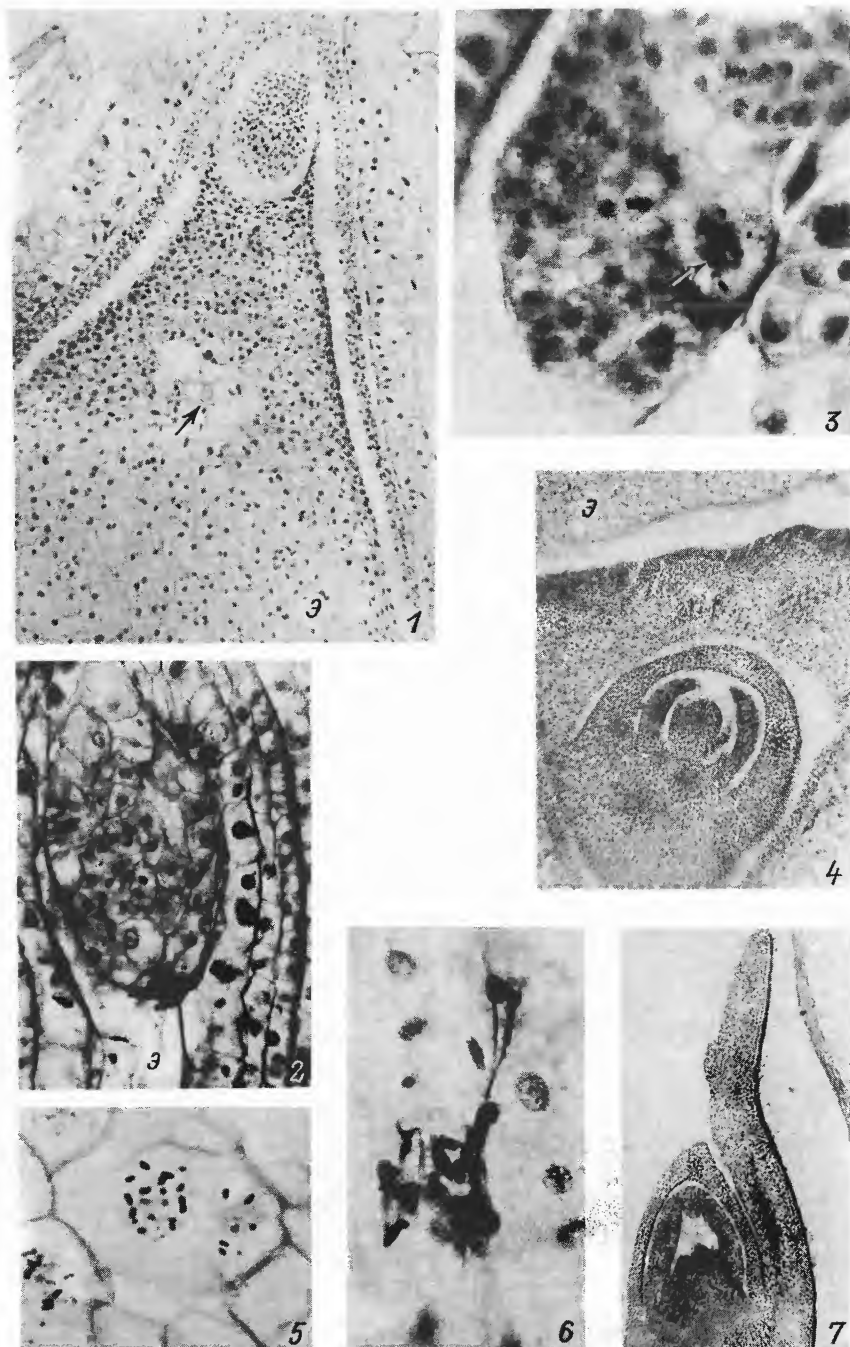


Таблица I. Продольные и поперечный (4) срезы разновозрастных зародышей ячменя в норме (4,7) и гибридных зерновок.

1 — 5-суточные гибридные зародыши и эндосперм; виден локальный некроз ткани эндосперма (стрелка) (x 340); 2 — 11-суточный гибридный зародыш; видна гетерогенность его клеток (ч 1000); 3 — 13-суточный гибридный зародыш; образование некротической зоны (стрелка) (x 1600); 4 — 13-суточный зародыш ячменя (норма); видно формирование органов (x 300); 5 — клетка эндосперма из 12-суточной зерновки ячменя; видно разобщение двух геномов (x 5000); 6 — хроматиновые тяжи из некротической зоны 5-суточного гибридного эндосперма (x 1250); 7 — фрагмент 20-суточного зародыша ячменя (x 250) (норма); Э — эндосперм.

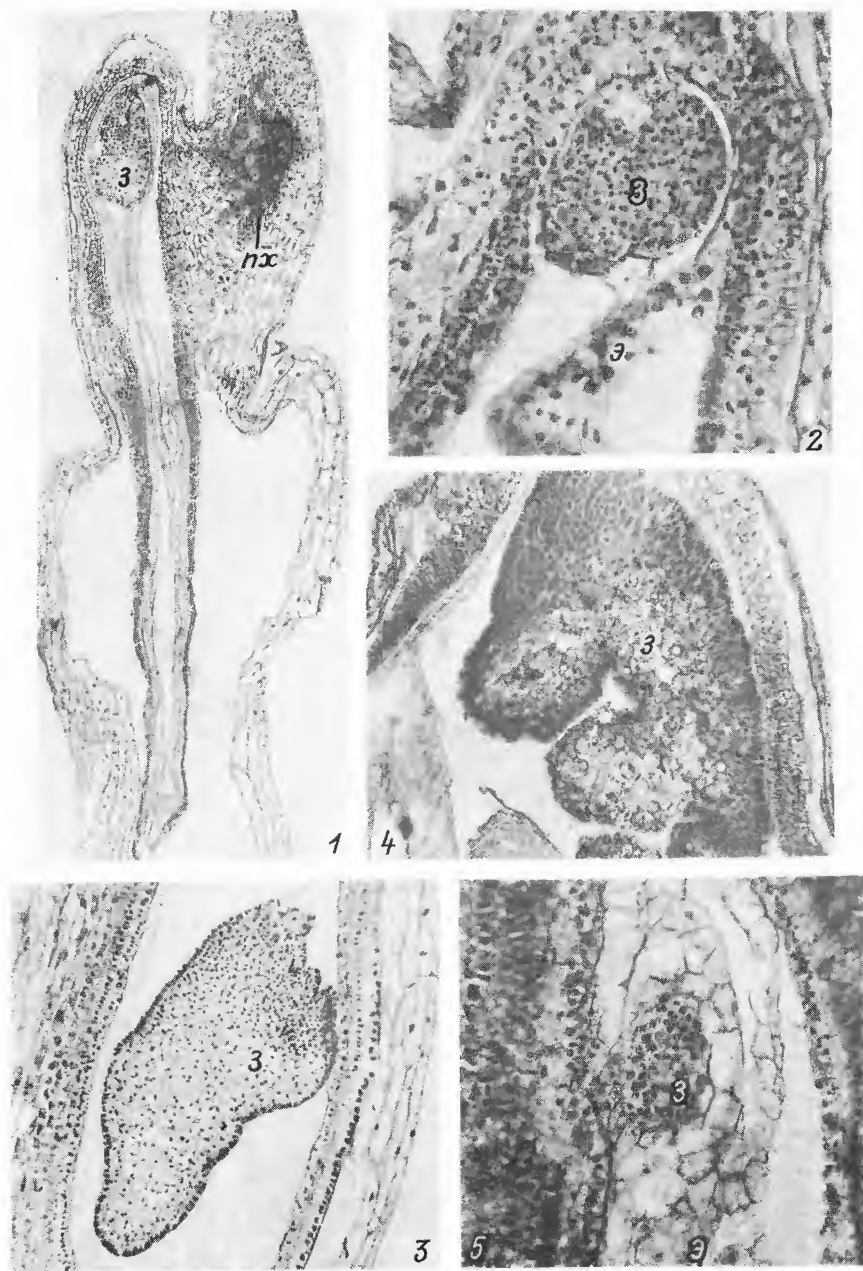


Таблица II. Продольные срезы 20-суточных гибридных зерновок.

1 — зерновка без эндосперма, зародыш на ранней стадии органогенеза; аномальное разрастание плаценты-халазы ($\times 160$); 2 — зародыш и остатки эндоспермальной ткани ($\times 420$); 3 — зародыш с признаками начала дифференциации, эндосперм отсутствует; необычное расположение в зародышевом мешке ($\times 280$); 4 — базальная часть каллусоподобного зародыша ($\times 420$); 5 — недифференцированный зародыш, контактирующий с нуцеллусом при наличии дегенерирующего эндосперма ($\times 490$); 3 — зародыш, лх — плацента-халаза, э — эндосперм.

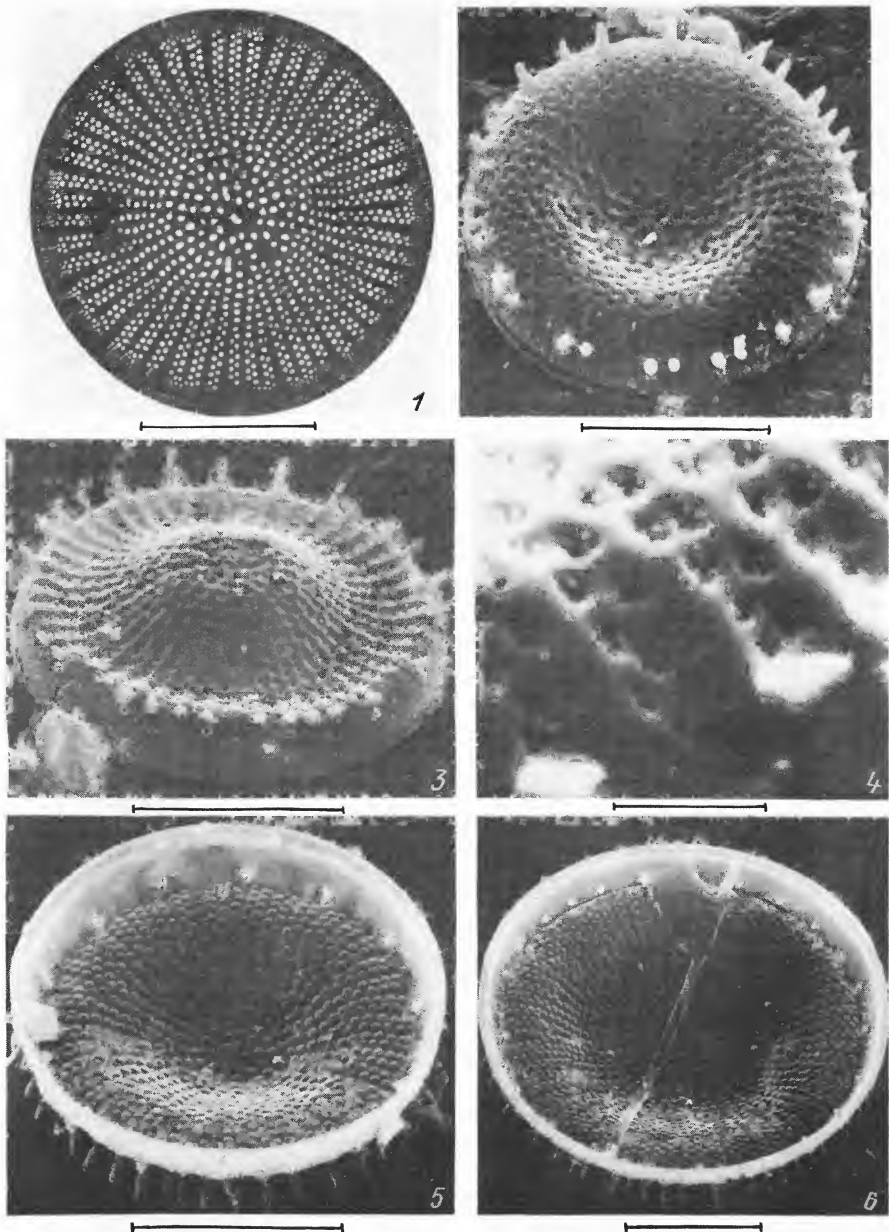


Таблица I. *Stephanodiscus agassizensis* (1 — ТЭМ; 2—6 — СЭМ).

1 — створка; 2,3 — наружная поверхность створок; 4 — пальцевидные выросты, прикрывающие форамены ареол; 5,6 — внутренняя поверхность створок. Местонахождения: 1 — Ивановское водохранилище; 2—4 — Ока; 5 — Рыбинское водохранилище; 6 — Северный Каспий. Масштабная линейка: 1—3,5,6 — 10; 4 — 1 мкм.

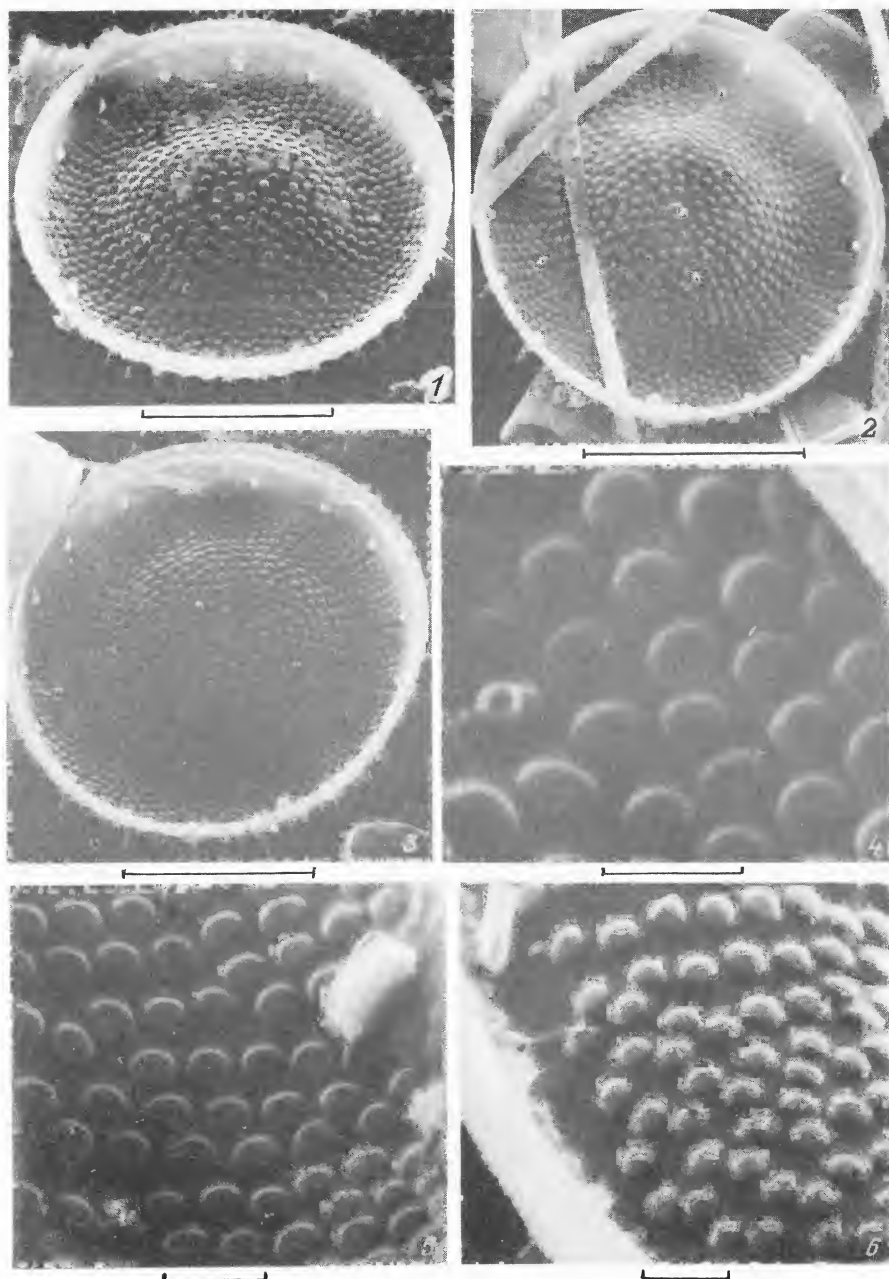


Таблица II. *Stephanodiscus agassizensis* (СЭМ).

1—3 — внутренняя поверхность створок; 4 — внутренняя часть выроста на створке с 2 опорами и ареол; 5 — внутренняя часть выроста на створке с 3 опорами, радиально расположенной по отношению к щели двугубого выроста, и краевым выростом с 3 опорами; 6 — тангенциальное расположение щели двугубого выроста. Местонахождения: 1 — Рыбинское водохранилище; 2—6 — Северный Каспий. Масштабная линейка: 1—3 — 10; 4—6 — 1 мкм.

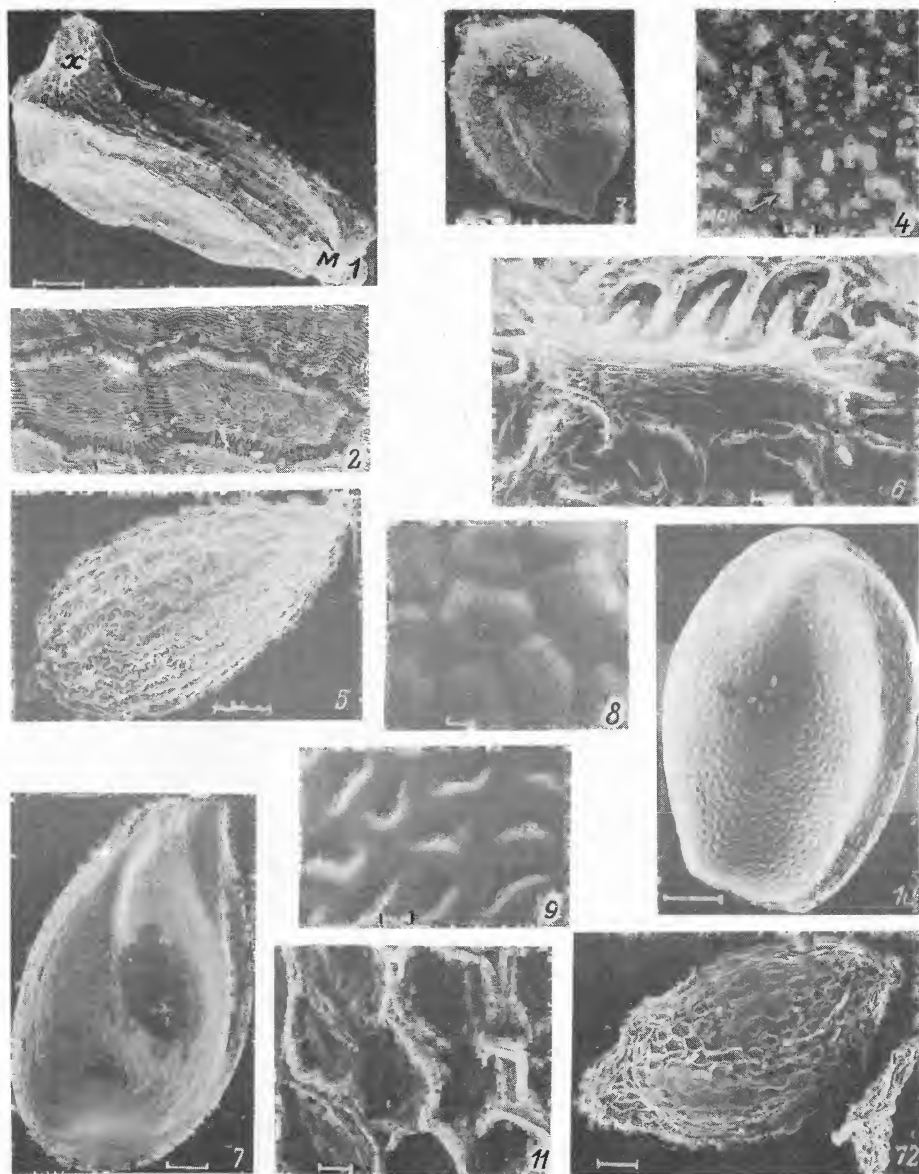
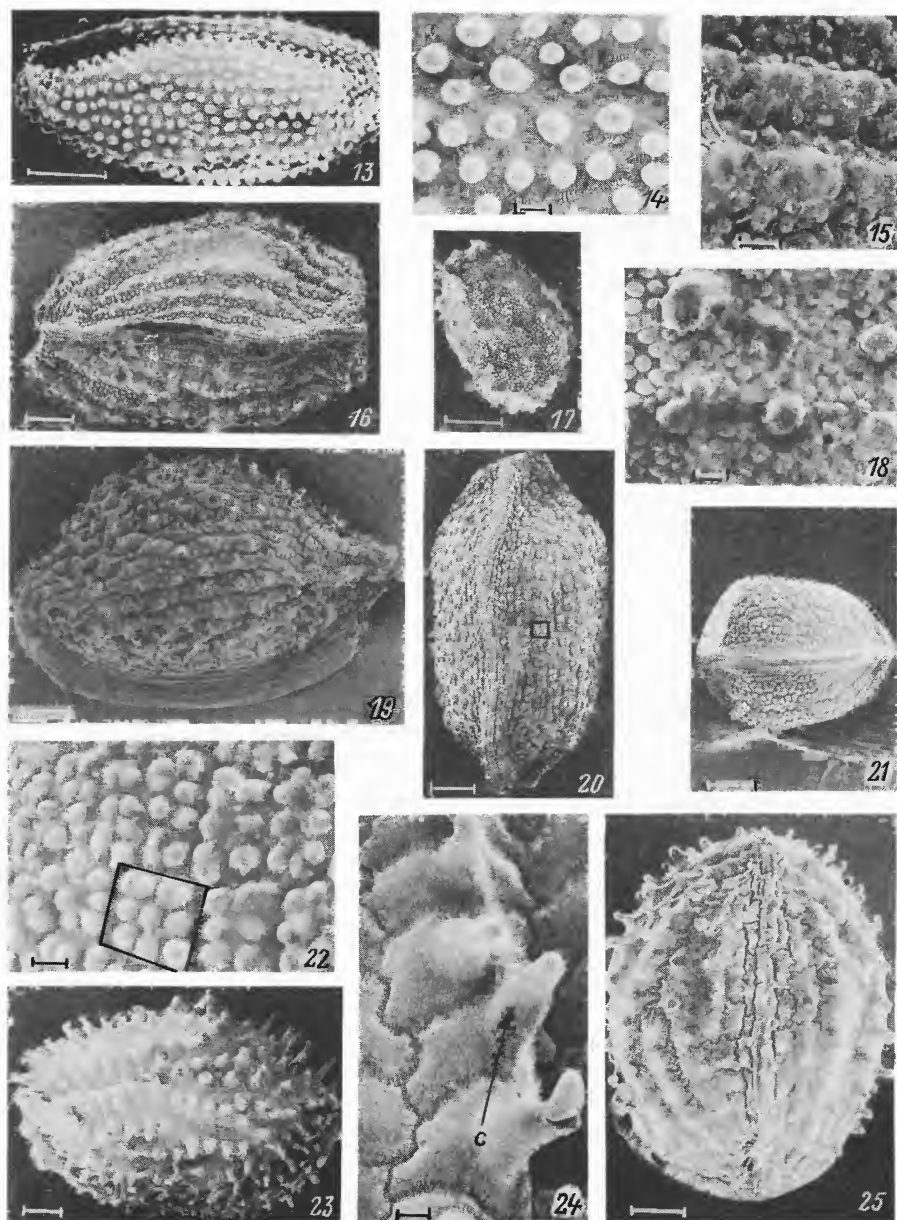


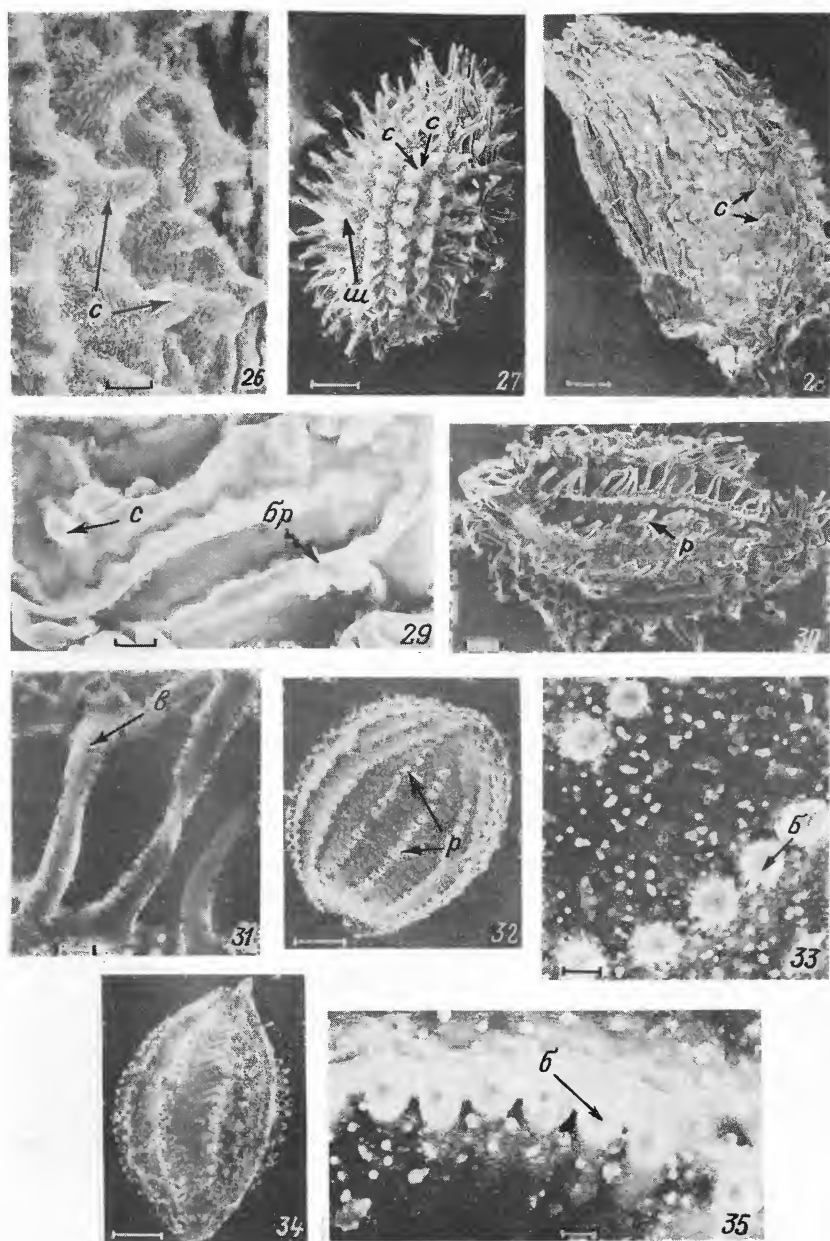
Таблица. Общий вид и фрагменты поверхности семени (1—12).

1,2 — *Bergenia delavaya*; 3,4 — *Chrysosplenium ovalifolium*; 5,6 — *Tellima grandiflora*; 7,8 — *Mitella diphylla*; 9,10 — *Tiarella cordifolia*; 11,12 — *Saxifraga tenuis*;



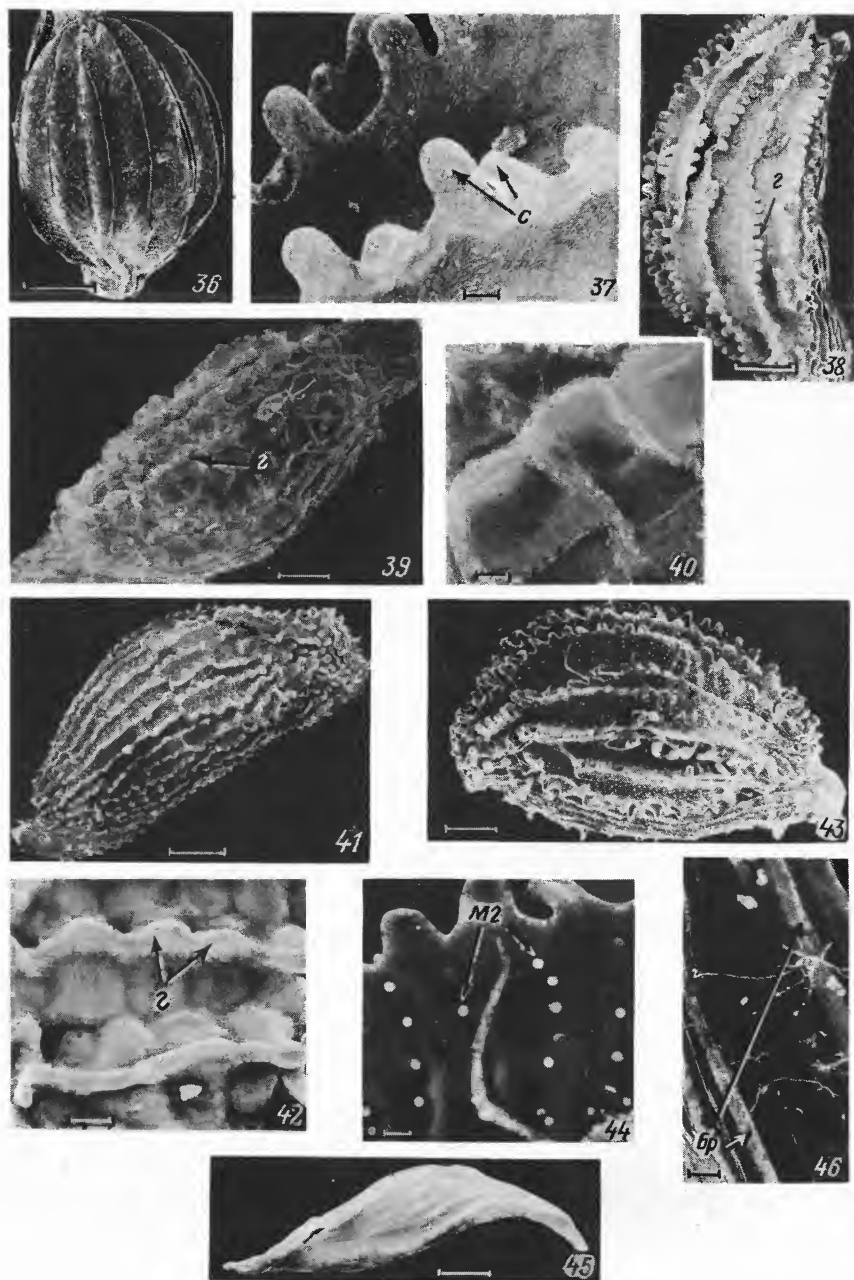
Продолжение таблицы.

- 13, 14 — *Boykinia lycopodiifolia*; 15, 16 — *Saxifraga moschata*; 17, 18 — *S. bronchialis*; 19 — *S. irrigua*; 20 — *S. rotundifolia*;
21, 22 — *S. cymbalaria*; 23, 24 — *Peltoboykinia tellimoides*;



Продолжение таблицы.

25, 26 — *Lithophragma scabrella*; 27 — *Heuchera cylindrica*; 28, 29 — *Saxifraga asiatica*; 30, 31 — *Chrysosplenium echinus*; 32, 33 — *C. album*; 34, 35 — *C. maximowizi*;



Продолжение таблицы.

36 — *C. delavaya*; 37, 38 — *Saxifraga nudicaule*; 39, 40 — *S. punctata*; 41, 42 — *S. atrata*; 43, 44 — *Chrysosplenium discolor*; 45, 46 — *Astilbe longicarpa*. м — микропиллярный конец семени, х — халазальный конец семени, мск — микрососочек, ш — шип, с — сосочек, б — буторок, в — волосок, р — ребро, г — гребень, бр — борозда, м2 — микрогоришина. На фрагментах 20, 22 квадратом обведена одна клетка экзотесты. Масштабные линейки: 2, 4, 6, 8, 9, 11, 14, 15, 18, 22, 24, 26, 29, 31, 33, 35, 37, 40, 42, 44, 46 — 10; 1, 3, 5, 7, 10, 12, 13, 16, 17, 19, 20, 21, 23, 25, 27, 28, 30, 32, 34, 36, 38, 39, 41, 43, 45 — 100 мкм.

CONTENTS

	Page
Kozhevnikov Yu. P., Ukraintseva V. V. Some features of vegetation cover of Eurasia in the earliest Holocene	1
Solntzeva M.P., Vyshnyakova M.A., Dunayeva S.E. The embryo- and endospermogenesis in interspecific hybridization of barley (<i>Hordeum vulgare</i> × <i>H. bulbosum</i> , <i>Poaceae</i>)	10
Provorov N.A. The interrelationship between the taxonomy of legumes and the specificity of their interaction with root-nodule bacteria	21
Shitina E.A., Andreyeva V.M., Kusakina T.I. Algal colonization of volcanic substrata	33
Mazurenko M.T., Dzhobava D.B. The stages of morphogenesis of <i>Castanea sativa</i> (<i>Fagaceae</i>) in the mountain regions of Adzhariya	43
Kornyushenko G.A., Solovjova L.V. The ecological analysis of pigment contents in leaves of the mountain-tundra dwarf-shrubs	55
 COMMUNICATIONS	 78
Genkal S.I. The morphology, ecology and distribution of <i>Stephanodiscus agassizensis</i> (<i>Bacillariophyta</i>) in Russia	78
Shrestha K.K. The taxonomic significance of the petiole anatomy in the genus <i>Cyananthus</i> (<i>Campanulaceae</i>)	83
Khandjian N.S. The taxonomic significance of the achene's structure in the subtribe <i>Anthemidinae</i> (<i>Asteraceae</i>)	89
Kulbaeva B.G. Seed surface in representatives of the family <i>Saxifragaceae</i> : typology and significance for systematics and phylogeny	98
Volkova S.A. On the karyotype of <i>Bupleurum atargense</i> (<i>Apiaceae</i>)	105
Cheremushkina V.A. The evolution of life forms in the subgenus <i>Rhizirideum</i> of the genus <i>Allium</i> (<i>Alliaceae</i>)	107
Basargin D.D. The variability of carpological features of two subpopulations of <i>Saussurea grandifolia</i> (<i>Asteraceae</i>)	116
 SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	 123
Ivanenko Yu. A. A new interspecific hybrid of the genus <i>Diphasiastrum</i> (<i>Lycopodiaceae</i>) from the Far East	123
 METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH	 127
Osipov S.V. The investigation in the structure of the vegetation cover based on its comparison with the structure of the neighbouring areas	127
 CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	 136
Fedorova I.T. A. <i>Borhidi</i> . Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. 1991	136
 CHRONICLE	 140
Yurtsev B.A. A workshop «Panarctic floras and faunas» (Moscow, 25 II—1 III; Leningrad, 4—6 III 1991)	140

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Кожевников Ю.П., Украинцева В.В. Некоторые особенности растительного покрова Евразии в древнем голоцене	1
Солнцева М.П., Вишнякова М.А., Дунаева С.Е. Эмбрио- и эндоспермогенез при межвидовой гибридизации ячменя (<i>Hordeum vulgare</i> × <i>H. bulbosum</i> , <i>Poaceae</i>)	10
Проворов Н.А. Взаимосвязь между таксономией бобовых и специфичность их взаимодействия с клубеньковыми бактериями	21
Штина Э.А., Андреева В.М., Кузякина Т.И. Заселение водорослями вулканических субстратов	33
Мазуренко М.Т., Джобава Д.Б. Этапы морфогенеза <i>Castanea sativa</i> (<i>Fagaceae</i>) в горах Аджарии	43
Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарников	55
СООБЩЕНИЯ	78
Генкал С.И. Морфология, экология и распространение в России <i>Stephanodiscus agassizensis</i> (<i>Bacillariophyta</i>)	78
Шрехста К.К. Таксономическое значение анатомии черешка в роде <i>Cyananthus</i> (<i>Campanulaceae</i>)	83
Ханджян Н.С. Таксономическое значение строения семян в подтрибе <i>Anthemidinae</i> (<i>Asteraceae</i>)	89
Кульбаева Б.Ж. Поверхность семян представителей семейства <i>Saxifragaceae</i> : типология и значение для систематики и филогении	98
Волкова С.А. О кариотипе <i>Vupleurum atargense</i> (<i>Apiaceae</i>)	105
Черемушкина В.А. Эволюция жизненных форм в подроде <i>Rhizirideum</i> рода <i>Allium</i> (<i>Alliaceae</i>)	107
Басаргин Д.Д. Изменчивость карпологических признаков двух субпопуляций <i>Saussurea grandifolia</i> (<i>Asteraceae</i>)	116
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	123
Иваненко Ю.А. Новый межвидовой гибрид рода <i>Diphasiastrum</i> (<i>Lycopodiaceae</i>) с Дальнего Востока	123
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	127
Осипов С.В. Изучение строения растительного покрова на основе сравнения соседних участков	127
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	136
Федорова И.Т. А. Борхиди. Фитогеография и экология растительности Кубы. 1991	136
ХРОНИКА	140
Юрцев Б.А. Рабочее совещание «Панарктические флоры и фауны» (Москва, 25 II—1 III; Ленинград, 4—6 III 1991)	140